PLANTA

ARCHIV FÜR WISSENSCHAFTLICHE BOTANIK

UNTER MITWIRKUNG VON

E. BÜNNING-TÜBINGEN, **A. ERNST**-ZÜRICH, **H. v. GUTTENBERG**-ROSTOCK
R. HARDER-GÖTTINGEN, **W. SCHUMACHER**-BONN

HERAUSGEGEBEN VON

WILHELM RUHLAND UND **OTTO RENNER**

45. BAND, 3. HEFT

MIT 27 TEXTABBILDUNGEN

(ABGESCHLOSSEN AM 23. MÄRZ 1955)

BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG
SPRINGER-VERLAG
1955

Planta (Berl.)

Preis DM 17.80

Planta. Archiv für wissenschaftliche Botanik.

Begründet 1925. Herausgegeben von *W. Ruhland, H. Winkler*. Berlin, Springer. Bis Band 21 als „Zeitschrift für wissenschaftliche Biologie, Abteilung E: Planta".

Die Zeitschrift **„Planta"**, Archiv für wissenschaftliche Botanik steht in deutscher Sprache oder einer der Kongreßsprachen, sofern sie die Muttersprache des Autors ist, abgefaßten Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Botanik, abgesehen von solchen rein systematischen oder floristischen Inhalts, offen.

Arbeiten, welche einen Vermerk des Verfassers „Kurze Mitteilung" tragen, werden sobald als möglich außerhalb der Reihenfolge des Eingangs abgedruckt. Ihr Umfang darf 4 Druckseiten nicht überschreiten; die Beigabe von Abbildungen ist nur in Ausnahmefällen angängig.

Die Zeitschrift erscheint zur Ermöglichung raschester Veröffentlichung zwanglos in einzeln berechneten Heften, die zu Bänden vereinigt werden.

Der Autor erhält einen Unkostenersatz von DM 20.— für den 16seitigen Druckbogen, jedoch im Höchstfalle DM 60.— für eine Arbeit. Für „Kurze Mitteilungen" wird ein Unkostenersatz nicht erstattet.

Es wird ausdrücklich darauf aufmerksam gemacht, daß mit der Annahme des Manuskriptes und seiner Veröffentlichung durch den Verlag das ausschließliche Verlagsrecht für alle Sprachen und Länder an den Verlag übergeht. Grundsätzlich dürfen nur Arbeiten eingereicht werden, die vorher weder im Inland noch im Ausland veröffentlicht worden sind, und die auch nachträglich nicht anderweitig zu veröffentlichen der Autor sich verpflichtet.

Es ist ferner ohne ausdrückliche Genehmigung des Verlages nicht gestattet, photographische Vervielfältigungen, Mikrofilme, Mikrophote u. ä., von den Zeitschriftenheften, von einzelnen Beiträgen oder von Teilen daraus herzustellen.

Die Mitarbeiter erhalten von ihrer Arbeit bis auf weiteres zusammen 75 Sonderdrucke unentgeltlich.

Aufnahmebedingungen siehe 3. Umschlagseite.

Alle Manuskripte und Anfragen sind zu richten an

Professor Dr. Wilhelm Ruhland, (14a) *Unterdeufstetten über Crailsheim*, oder an

Professor Dr. Otto Renner, (13b) *München 38, Botanische Staatsanstalten, Menzinger Straße 67.*

Springer-Verlag

Berlin W 35, Reichpietschufer 20, Fernsprecher 249251

und

Heidelberg, Neuenheimer Landstr. 24, Fernsprecher 2440

---

45. Band. **Inhaltsverzeichnis.** 3. Heft

Seite

KAUSCH, W., Saugkraft und Wassernachleitung im Boden als physiologische Faktoren. Unter besonderer Berücksichtigung des Tensiometers. Mit 19 Textabbildungen 217

WITSCH, H. v., und H. KASPERLIK, Untersuchungen über den Einfluß der 2,4-D auf den Aneuringehalt 2,4-D-empfindlicher und -resistenter Pflanzen. . . 264

KESER, M., Papierchromatographische Untersuchungen über das Auftreten freier und gebundener Aminosäuren in höheren Pflanzen 273

KANDLER, O., und E. FINK, Über die Abhängigkeit des synthetischen Wirkungsgrades in vitro kultivierter Embryonen von verschiedenen Außenfaktoren. Mit 8 Textabbildungen 289

Planta, Bd. 45, S. 217—263 (1955).

Aus dem Botanischen Institut der Technischen Hochschule Darmstadt.

SAUGKRAFT UND WASSERNACHLEITUNG IM BODEN ALS PHYSIOLOGISCHE FAKTOREN.

UNTER BESONDERER BERÜCKSICHTIGUNG DES TENSIOMETERS *.

Von

WALTER KAUSCH.

Mit 19 Textabbildungen.

(Eingegangen am 5. Oktober 1954.)

A. Einleitung.

Die Pflanzenwurzeln haben bei der Wasseraufnahme im Boden einen Widerstand zu überwinden, der daher rührt, daß das Wasser dort mit Capillar- und Adsorptionskräften (Bodensaugkraft) festgehalten wird. Mit der Bodenart und dem Wassergehalt des Bodens variiert diese Bodensaugkraft, deren genaue Kenntnis wichtige Einblicke in die Physiologie und Ökologie des pflanzlichen Wasserhaushaltes verspricht. Die zahlreichen, in den letzten Jahrzehnten ausgearbeiteten Methoden zu ihrer Messung konnten jedoch noch keine befriedigenden Ergebnisse bringen, weil sie mit ihrer physikalisch oft unklaren Meßtechnik widersprechende Meßwerte ergeben. Die dabei besonders auffallenden *niederen Werte der Tensiometermethode* (S. 219) waren der Ausgangspunkt der vorliegenden Arbeit, deren spezielles Thema nach zwei Richtungen hin erweitert werden mußte: Einerseits nämlich war eine physiologische Deutung und Kontrolle der physikalischen Meßergebnisse nur durch Einbeziehung der lebenden Pflanze in die Untersuchungen sinnvoll möglich, andererseits mußte die kritische Analyse der Tensiometermethode im Zusammenhang der Saugkraftmeßtechnik überhaupt gesehen werden.

B. Allgemeine Übersicht über die Methoden zur Bodensaugkraftmessung.

Die von verschiedenen Autoren gegebenen Zusammenstellungen von Bodensaugkraftmeßmethoden (BACHMANN 1927, URSPRUNG 1938, WAEFFELER 1938, BAVER 1948, FLEISCHHAUER-BINZ 1949, WALTER 1949, KRAMER 1949) geben kein ganz richtiges Bild vom Stand der Probleme, weil sie entweder schon längere Zeit zurückliegen und deshalb unvollständig sind, oder weil die Autoren einem bestimmten Meßprinzip huldigen und andere Meßmöglichkeiten nur unvollständig berücksichtigen.

* Für die Anregung und Förderung dieser Arbeit, die im Rahmen meiner Dissertation entstanden ist, habe ich Herrn Professor Dr. O. STOCKER zu danken. Die Deutsche Forschungsgemeinschaft gewährte finanzielle Unterstützung.

Eine Übersicht über die bisher angewandten Methoden den experimentellen Untersuchungen voranzuschicken, ist, obwohl sie an dieser Stelle zwangsläufig sehr knapp gehalten sein muß, deshalb unumgänglich. Sie vermittelt außerdem eine gute Anschauung von der Verworrenheit der Probleme.

Man kann die bisherigen Methoden der Bodensaugkraftmessung nach ihrem physikalischen Meßprinzip zu drei Gruppen zusammenfassen.

I. Dampfdruckmethoden.

Diese haben das beste theoretische Fundament, da die Verhältnisse zwischen Dampfdruck, osmotischem Druck und Saugkraft weitgehend geklärt und formel- und tabellenmäßig festgelegt sind.

Alle wasserhaltenden Kräfte, seien sie capillar, osmotisch oder durch Quellung bedingt, kommen im Wasserdampfdruck an der Oberfläche der Körper zur Auswirkung und können in ihrer Gesamtheit durch die Dampfdruckmessung erfaßt werden, ohne im einzelnen bekannt zu sein. Von den zahlreichen hierhergehörenden Methoden seien die *Capillarmethode* nach URSPRUNG u. BLUM (1930), die *Hygrometermethode* nach GRADMANN (1928) und die *Methode* nach HANSEN-STOCKER (1926, 1928) genannt. Die Schwierigkeit der Temperaturkonstanthaltung und die relativ lange Versuchsdauer wegen der Langsamkeit der Diffusion verweisen sie im allgemeinen auf das Laboratorium (HOLDHEIDE 1935). Einen halbfeldmäßigen Gebrauch von ihnen hat STOCKER (1928, 1930) gemacht. Für eigentliche Standortmessungen gibt das *HOFMANNsche Gerät* (1951) zur Registrierung der Bodenluftfeuchtigkeit einen hoffnungsvollen Ansatz. Eine Kritik dieser Methoden wird sich hauptsächlich mit der technischen Ausführung und den Bedingungen der Messung zu beschäftigen haben. Speziell die Werte der Capillarmethode werden von WALTER (1947) als zu hoch verworfen.

II. Osmometrische Messung.

Mit dem *Osmometer* nach dem Vorbild der PFEFFERschen Zelle (LIVINGSTON 1906) hoffte man die Saugkraft im Feldversuch bestimmen zu können. Dieses Meßprinzip weicht insofern von dem Dampfdruckprinzip ab, als die Osmometerlösung durch eine semipermeable Membran hindurch direkt mit der Bodenlösung kommuniziert. Die relativ hohen Werte (z. B. 72 Atm. für Sand mit 2 Vol.-% Wasser), die sie ergeben, sowie die technischen Schwierigkeiten, die das Montieren der Membran und die Herstellung des Kontakts mit dem Boden bereiten, hindern jedoch ihre praktische Verwendung.

Auch die Versuche von SHULL (1916), der die Quellung von *Xanthium*-Samen im Boden auswertete, beruhen auf dem osmometrischen Prinzip. Hier erwies sich, daß das Gewicht ausgelegter Samen nach

Erreichen einer Konstanz zunahm, wenn die umgebende Erde bewegt wurde, daß also kein definiertes Gleichgewicht zu erreichen war (Oppawsky 1913); die folgenden eigenen Untersuchungen werden dafür eine Erklärung geben.

III. Mechanische Saugkraftmessung.

1. Capillarimetermessung.

Die Bestimmung der wasserhaltenden Kraft des Bodens durch ein mechanisches Vergleichssystem versuchte man auf verschiedene Weise. Wir rechnen hierher 3 Methodengruppen und besprechen als erste von ihnen die *Capillarimeter*. Man geht dabei von der Vorstellung aus, daß die Saugkraft des Bodens durch die Wassersäule zu messen sei, die unten an ihn angehängt, von seinen capillaren Menisken getragen wird (Korneff, Versluys, Weiland, alle in E. Blank 1939). Eine Weiterentwicklung sind die *tension tables von* Jamison Reed (1949), mit denen man für Unterdrucke (= Saugkräfte) bis zu 2 m Wassersäule die dazugehörigen Wassergehalte verschiedener Böden ziemlich genau ermitteln konnte. Bei höheren Saugwerten versagt aber die Apparatur.

2. Capillare Aufsaugung.

Während man bei den Capillarimetern die capillare Saugkraft des Bodens selbst zur Messung ausnutzt, benützt man bei einer Reihe anderer Verfahren das capillare und adsorptive Saugvermögen von Ton- und Gipskörpern, die man exsiccatortrocken in den Boden einbringt. Mit *soil point* und *gravimetric block* verfolgt man so relativ die Bodenfeuchte durch Auswiegen der Gewichtsveränderung des porösen Körpers (Livingston u. Koketsu 1920, C. S. Slater u. J. C. Bryant 1946) oder man mißt die Änderung des elektrischen Widerstandes in einem solchen Körper (Bouyoucos 1950).

Gelegentlich erfolgt die elektrische Messung von Widerstand oder Dielektrizitätskonstante ohne ein Zwischenmedium direkt im Boden. Bei diesen Verfahren handelt es sich aber von vornherein nur um Wassergehaltsbestimmungen, weshalb auf eine Einordnung in diese Übersicht verzichtet worden ist.

3. Tensiometermessung.

Eine besondere Rolle unter den mechanischen Methoden spielt die *Tensiometermessung* (Briggs u. McCall 1904, Livingston 1908, Gradmann 1928, Rogers 1935, Richards and Gardner 1936, Wallihan 1939, Stoeckeler u. Aamodt 1940, Richards 1942, 1949, Post u. Seeley 1943, Scofield 1945, Colman u. Mitarbeiter 1946, Hunter u. Kelley 1946, Fleischhauer-Binz 1949). Das Hauptelement des Apparates ist eine poröse Tonzelle, deren wassergefüllter Innenraum mit einem Manometer verbunden ist. Die Tonzelle entsaugt dem Boden

Wasser bis zu einem gewissen Unterdruck des Manometers, und dieser ist nach ROGERS u. a. gleich der Saugkraft des Bodens. Der Meßbereich ist beschränkt und geht bei Metallmanometern nur bis 55 cm Hg oder bei Quecksilbermanometern bis etwa 76 cm, weil bei höheren Unterdrucken Luft im Apparat auftritt.

Obwohl somit das Tensiometer nicht im gesamten Bereich der Bodenfeuchte brauchbar ist (KELLEY, HUNTER, HAISE, HOBBES 1946, SLATER u. BRYONT 1946), genügt doch sein Meßbereich im allgemeinen, die jährliche Schwankung der Bodensaugkraft auch der oberen Bodenschichten und sogar den Welkungspunkt der Pflanzen zu erfassen. Die mit dem Tensiometer bemerkenswert niedrig gemessenen Bodensaugkräfte betragen etwa $^1/_{10}$ der mit der Capillarmethode gewonnenen (WALTER 1947). H. WALTER sah die Werte als Beweis für die von ihm vertretene These an, daß die Pflanzenwurzeln bei der Wasseraufnahme aus dem Boden nur sehr niedrige Bodensaugkräfte überwinden könnten (WALTER 1926), und lehnt dementsprechend die mit der Capillarmethode gewonnenen Werte als überhöht ab (WALTER 1947).

SEKERA (1938) kommt unabhängig davon ebenfalls zu dem Schluß, daß der Pflanze das Wasser nur bis zu 1 Atm. Saugkraft „dynamisch" nutzbar sei und setzt dieses nutzbare Wasser mit dem „kritischen Wassergehalt" gleich. Auch er führt u. a. die Tensiometerwerte als Beweis für seine Theorie an.

Die physikalischen Vorgänge, die zum Meßergebnis beim Tensiometer führen, blieben bisher ungeklärt. Die Angabe, daß der Manometerdruck sich mit der Bodensaugkraft ins Gleichgewicht setzt, ist völlig theoretisch und nicht evident. Auch die Erklärungen für die Begrenzung des Meßbereiches sind unbefriedigend. Während meistens in den Tonzylinder eindringende Luft dafür verantwortlich gemacht wird (ROGERS 1935, FLEISCHHAUER-BINZ 1949), schreibt GRADMANN (1928): „Es werden sich auf diese Weise Saugkräfte bis zum Wert einer Atm. messen lassen, höhere nicht, da nur bis dahin der Zusammenhang des Wassers im Tonzylinder und den Röhren gewahrt bleibt. Denn die Methode beruht ja, genau betrachtet, auf der Mitwirkung des Luftdruckes, ...so entstünde ein negativer Druck, der sich aber bekanntlich nicht in größeren Wassermassen, sondern nur in capillar gebundenen Wassertropfen oder -fäden aufrechterhalten läßt." Diese Meinung GRADMANNs kann nicht unwidersprochen bleiben. Auf Grund der theoretischen und experimentellen Untersuchungen über die Kohäsion des Wassers (URSPRUNG 1915, TEMPERLEY 1948, CRAFTS, CURRIER und STOCKING 1949) muß vielmehr angenommen werden, daß bei genügender Vervollkommnung des Apparates der Meßbereich über 1 Atm. hinausgehen würde. Das konnte auch im Laufe der Arbeit bewiesen werden (S. 225).

Angesichts der divergierenden Auffassungen über die Größenordnung der Bodensaugkräfte, gegen die die Pflanze bei der Wasseraufnahme aufkommen muß (Fitting 1910, Huber 1924, Walter 1926, Gradmann 1928, Stocker 1928, 1930, Sekera 1938, Richards 1943, Huber 1951), *war eine kritische experimentelle Prüfung der Meßmethoden geboten, und wegen der angedeuteten Unklarheit über Meßbereich und Meßvorgang beim Tensiometer schien eine Untersuchung gerade dieser Methode dringend notwendig.*

C. Grundlagen der Tensiometermessung.

I. Der Aufbau des Tensiometers.

1. Die Tonzelle.

Ausgangspunkt der Untersuchung war das Tensiometer (soil moisture meter) nach Rogers (1935), dessen wichtigster Teil wie bei allen Tensiometern eine *poröse Tonzelle*[1] ist. Ihre Struktur, d. h. die *Größe und Anordnung der Poren*, ist entscheidend für den Meßbereich und beeinflußt den Meßvorgang. Da darüber bisher keine Angaben vorliegen, wurden eigene Untersuchungen an der Rogersschen Zelle (Abb. 1) durchgeführt.

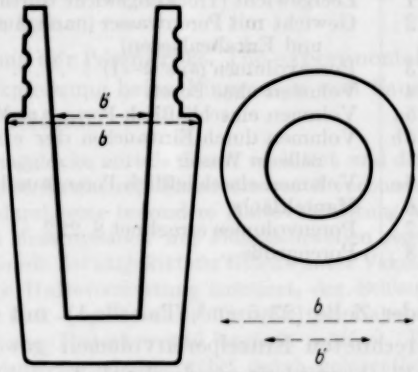

Abb. 1. Aufriß und Grundriß der Rogersschen Tonzelle 1:2.

a) Mikroskopische Bestimmung der Porengröße. Für den im Innern des Apparates erzielbaren Unterdruck ist die Größe der Tonporen maßgebend, auf deren Messung deshalb besonderer Wert gelegt wurde. Da die direkte Messung an der Tonzelle mit dem *Auflichtmikroskop* erfolglos war, wurden indirekte Methoden, zunächst die *Kollodiumhäutchenmethode* (Klein 1944) angewandt. Das abgezogene und jeweils mit einem Tropfen Glycerin an ein Deckglas geheftete Häutchen wurde auf einem Objektträger unter dem Mikroskop mit Ölimmersion betrachtet. Die Poren konnten da, wo das Häutchen guten Kontakt mit der Tonwand gehabt hatte, als Höcker beobachtet, ausgezählt und gemessen werden. Der durchschnittliche Durchmesser ergab sich zu 0,5—1,5 μ. Dieser Wert wurde kontrolliert durch *mikroskopische Messungen an Dünnschliffen*. Dazu wurden dünne in Kanadabalsam auf Objektträger aufgeschmolzene Splitterchen auf Stein und mattierter Glasplatte bis zur Durchsichtigkeit geschliffen. Die Beobachtung der mit einem Deckglas bedeckten Schliffe zeigte ein ziemlich einheitliches Material.

[1] Herr Professor Rogers stellte freundlicherweise eine Tonzelle zur Verfügung.

Zwischen gerade noch unterscheidbaren 1 μ großen Körnchen des Tonmaterials waren einzelne Quarzkristalle von 10facher Größe, ganz vereinzelt auch Eisenoxydteilchen, eingestreut. Die Poren findet man ausschließlich zwischen den kleinsten Teilchen in ähnlicher Größenordnung wie diese. Messungen ergaben einen Durchmesser von 0,42—0,83 μ. Im ganzen bilden die Poren ein unregelmäßiges Geäder, wobei die einzelnen Kanäle bald mehr, bald weniger weit sind.

b) Berechnung des Porenradius aus dem Porenvolumen. Wegen der für den Meßbereich zu ziehenden Folgerungen sollte die Richtigkeit der Messungen noch stärker gesichert werden. Hierzu diente der Vergleich des experimentell durch Auswiegen ermittelten Gesamtporenvolumens

Tabelle 1.

1	Leergewicht (Trockengewicht durch Wiegen)	192,52 g
2	Gewicht mit Porenwasser (nach Auskochen in Aqua dest. und Erkaltenlassen)	215,76 g
3	Porenvolumen (aus 2—1)	23,56 cm³
4	Volumen ohne Poren	77,52 cm³
5a	Volumen einschließlich Poren aus Maßen nach Abb. 1 . .	95,00 cm³
5b	Volumen durch Eintauchen der exsiccatortrockenen Tonzelle in Wasser	98,00 cm³
5c	Volumen einschließlich Poren aus 3 u. 4	101,00 cm³
6	Mantelfläche	141,66 cm²
7	Porenvolumen errechnet S. 222	23,50 cm³
8	Porengröße	~0,3—1,0 μ

der Zelle (23,5 cm³, Tabelle 1) mit dem durch Addition aller ihrer berechneten Einzelporenvolumen gewonnenen. Die Anzahl der Poren je Flächeneinheit wurde durch Auszählen von Kollodiumhäutchenabzügen festgestellt. Für die Berechnung, die das experimentelle Ergebnis bestätigte, wurden vereinfachende Annahmen gemacht.

1. Das Gesamtvolumen des Tons der ROGERSschen Zelle einschließlich Boden und Hals wurde in einem hohlem Kreiszylinder angeordnet gedacht, der dann aufgeschnitten und flach ausgebreitet wird. 2. Die einzelnen Capillaren sollten als gerade Zylinder die Zellenwand senkrecht zur Oberfläche durchsetzen.

Bei einem mittleren Außendurchmesser der Zelle von 4,32 cm (d_1) und einer Höhe von 9,46 cm (h) ergibt sich die Wanddicke und mittlere Länge der Einzelcapillare aus

$$\frac{d_1^2 \cdot \pi \cdot h}{4} - \frac{d_2^2 \cdot \pi \cdot h}{2} = V \text{ als } \frac{d}{2} = 0{,}98 \approx 1\,\text{cm},$$

ihr Inhalt ist bei einem Durchmesser von 0,0001 cm = 7860 μ^3.

Die Oberfläche unseres Zylinders (Mantel), der voraussetzungsgemäß aufgeschnitten und flach ausgebreitet sein muß, berechnet sich als mittlere Mantelfläche aus

$$M = 2 \cdot \pi\, rh = 99{,}2\ \text{cm}^2 \approx 100\ \text{cm}^2.$$

Dadurch erhalten wir bei 300000 Poren je Quadratmillimeter — diese Zahl wurde aus Zählungen am Kollodiumhäutchen ermittelt — 3000000000 Einzel-

poren für den Zylinder. Das Porenvolumen ergibt sich daraus zu *23,5 cm³*, was dem ausgewogenen Wert genau entspricht.

Eine weitere Kontrollmöglichkeit der Messungen ergibt sich aus der Gleichung:

$$\frac{\text{leere Räume}}{\text{volle Räume}} = \frac{\text{Porenfläche}}{\text{Restfläche}}.$$

Wenn man die ausgewogenen und die errechneten Werte gegenüberstellt, so ergibt sich für beide Brüche übereinstimmend der Wert 0,304. Der *durchschnittliche* Radius der Einzelpore liegt also sicher unter 0,00005 cm, und Poren mit größerem Durchmesser bzw. Spalten mit größerer Spaltenbreite als 1 μ sind nicht vorhanden.

Setzt man den gefundenen Porenradius von 0,00005 cm in die Steighöhenformel $h = \frac{2\vartheta}{\varrho \cdot r \cdot g}$ *cm ein, so erhält man als im Tensiometer erreichbaren Unterdruck den Mindestwert von 3 Atm.* Die bei früheren Arbeiten mit Tensiometern in diesen anfgetretene Luft (Rogers 1935, Fleischhauer-Binz 1949) kann danach jedenfalls nicht durch die Poren der Tonzelle von außen eingedrungen sein.

c) Druckversuch zur Bestimmung der Porengröße. Die experimentelle Nachprüfung durch direkte Druckmessung beim Einpressen von Sauerstoff bestätigte ebenfalls diesen Befund.

Mit der Tonzelle wurde eine Messingglocke mittels Picein verkittet und diese durch Druckschlauch mit einer Sauerstoffflasche mit Sicherheitsventil verbunden. Messingglocke und Tonzelle wurden durch eine besondere Haltevorrichtung aus 5 cm starken Plexiglasscheiben und 4 Messingstäben mit Flügelschrauben gegeneinandergepreßt. Die Tonzellenwand wurde bei aufgekitteter Glocke unter Vakuum mit Wasser imbibiert, dann wurde die Haltevorrichtung montiert, der Schlauch an die Sauerstoffflasche angeschlossen und — während die Tonzelle mit Haltevorrichtung in Wasser getaucht blieb — das Reduzierventil langsam geöffnet. Der Druck in der Tonzelle wurde so stufenweise erhöht, wobei durch gelegentliche Pausen von mehreren Stunden bei geschlossenem Reduzierventil geprüft wurde, daß der Druck konstant blieb.

Erst einem Überdruck von 21 Atm. (1600 cm Hg) öffneten sich die wassergefüllten Poren der Tonwand, so daß der Sauerstoff in Bläschen durch das Wasser herausperlte. Dieses Ergebnis ist nicht überraschend, wenn man bedenkt, daß der nach mikroskopischer Bestimmung des Porendurchmessers errechnete Wert von 3 Atm. einen Mindestwert darstellt, weil bei mikroskopischer Messung (S. 221) Größen unter 1 μ schwer zu schätzen sind. Andererseits muß der Wert von 21 Atm. als Höchstwert angesehen werden, da der Druck jeweils nur kurzfristig, weniger als 12 Std, auf die wassergefüllten Poren wirkte.

Der Versuch, die Porengröße auf der Grundlage des Hagen-Poiseuilleschen Gesetzes in Anlehnung an ein Verfahren von Bechhold (1908) aus der Durchflußmenge von Wasser experimentell zu ermitteln, schlug fehl. Der Porendurchmesser wurde nach diesem Verfahren um eine Zehnerpotenz geringer als oben gefunden. Anscheinend sind laminare Strömungen, für deren Bereich das Gesetz gilt, in den Capillaren der Tonwand nicht verwirklicht.

2. Die Gesamtapparatur.

a) Das Versuchstensiometer. Die zuerst nach den Angaben von ROGERS (1935), RICHARDS (1942, 1949), FLEISCHHAUER-BINZ (1949) u. a. gebauten Tensiometer zeigten die bekannte Begrenzung des Meßbereiches. Zwischen 60 und 65 cm Hg trat Luft im System auf, das Hg kletterte in der Folge gelegentlich noch auf 70—72 cm, dann blieb es stehen, um nach geraumer Zeit langsam abzusinken; gleichzeitig entleerte sich allmählich die Tonzelle.

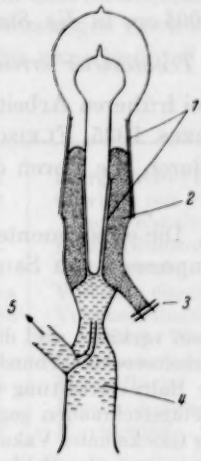

Abb. 2. Vakuumverschluß des Tensiometers. *1* Schliffe; *2* Quecksilberfüllung; *3* Abschlußhahn; *4* Wasserfüllung; *5* Anschluß zum Manometer.

Um beobachten zu können, was dabei im Innern der Tonzelle sowie im gesamten Manometersystem vorgeht, wurde der *Aufsatz auf die Tonzelle aus Glas* angefertigt. Apparat und Manometer, die anfangs noch mit 2 kurzen Schlauchstücken verbunden waren, wurden in einem Stück verschmolzen. Eine Glasrohrspirale (Abb. 12) zwischen Manometer und Tonzelle wirkte als Federung, um Brüche zu vermeiden. Als Manometerrohr dienten Capillaren mit 2 mm innerem Durchmesser; das erhöhte die Steiggeschwindigkeit und verkürzte die Versuchszeit. Da die Tonzelle später in den Boden eingegraben werden sollte, mußte der Glasaufsatz nach oben verlängert werden, um den Abschlußhahn über die Bodenoberfläche zu bringen. Dies geschah zuerst durch ein Zweiröhrensystem, in dem die Luftblasen nach oben steigen konnten, später durch einen einfachen weiten Aufsatz (Abb. 2).

Tonzelle und Manometer waren bei den ersten Versuchsapparaten durch eingefettete Glashähne vakuumdicht abzuschließen. Eine vakuumsichere Verbindung zwischen Glas und Tonzelle konnte bei einiger Vorsicht mit Picein erreicht werden. Verschmelzungsversuche der Tonzelle mit Spezialgläsern bei Schott und Gen., Landshut, führten ebenso wie Verschmelzungsversuche mit Quarzglas bei der Westdeutschen Quarzschmelze zu keinem Erfolg. Ebenso erfolglos waren Versuche mit anderen Kittsubstanzen sowie vorläufig die Bemühungen, mit Glas verschmelzbares tensiometerbrauchbares keramisches Material zu erhalten.

Die Fettfreiheit aller wirksamen Innenflächen der Apparatur ist besonders wichtig, da die Adhäsion des Wassers sonst durch Fettverunreinigung stark beeinträchtigt wird. Die Adhäsion ihrerseits ist nach der Porengröße der entscheidende Faktor für die erreichbaren Steighöhen. Deshalb wurden die gefetteten Hähne schließlich durch einen besonders konstruierten Vakuumverschluß mit Quecksilberdichtung ersetzt (Abb. 2). Alle Glasteile wurden mehrere Stunden der Reihe nach in Äther-Alkohol-Aqua dest.-Chromschwefelsäure-Aqua dest. eingelegt bzw. mit diesen gefüllt und durchgespült. Die Adhäsion konnte weiter durch dem Wasser zugesetzte benetzende Stoffe (Saponin, Rapidnetzer BASF) erhöht werden.

Da verhindert werden mußte, daß im Innern der arbeitsbereiten Apparatur Luft zurückblieb, waren vor allem die Poren der Tonzelle luftfrei zu machen. Die Verwendung von Picein als Kittsubstanz (105°) hatte leider zur Folge, daß die montierte Tonzelle nicht ausgekocht werden konnte. Ein Auskochen vor der Verkittung war nicht möglich, weil der nasse Ton keine Verbindung mit Picein eingeht. Die mit Aufsatz versehene Tonzelle mußte deshalb von außen mit Wasser infiltriert werden, indem mit der Wasserstrahlpumpe innen Unterdruck erzeugt wurde. Sodann mußte der ganze Aufsatz mit gekochtem Wasser aufgefüllt werden, und zuletzt wurde die Verbindung mit dem Manometer durch Verschmelzen der Verbindungsrohre Manometer-Tonzellenaufsatz hergestellt. Die mit gekochtem, unter Vakuum gekühltem Wasser gefüllte und durch die Hähne geschlossene Apparatur war alsdann arbeitsbereit.

Tabelle 2. *Steighöhenversuche.*

Steighöhe	Bis cm Hg			
	76	100	110	120
100			100	
87*		87*		
101			101	
104			104	
105			105	
113				113
112*				112*
110				110
110*				110*
—	—			
114				114
117				117
105			105	
113				113
119				119
115				115
110				110
—	—			
114				144
82*		82*		
112*				112*
116				116
—	—			
104*			104*	
112*				
106*			106*	
111*				111*
106			106	
109			109	
109			109	
105			105	
107			107	
94*		94*		

Ein * an der Zahl bedeutet „Undichtigkeit".

b) Der Meßbereich. Durch Anblasen der Tonzelle mit einem Gebläse ließ sich die Verdunstung an ihrer Oberfläche so beschleunigen, daß die Differenz der Hg-Säulen im Manometer je Minute um 4 cm zunahm.

Dabei konnten, trotz der langwierigen Vorbereitung, zuerst auch nur Steighöhen (Unterdrucke) bis 74 cm Hg erreicht werden. Jedoch war in keinem Fall Luft durch die Zelle nach innen gedrungen. Vielmehr erschien in der Nähe von 68 cm im oberen Teil der Apparatur, meist direkt unter dem Abschlußhahn (ähnliche Bemerkung bei RICHARDS 1942), spontan eine „Luftblase". Erst nach Einschalten einer Wartepause von 8—12 Std zwischen Füllen der Apparatur und Steigversuch gelang es dann, die Atmosphärengrenze zu überschreiten[1]. Tabelle 2 gibt die Steighöhen einer beliebigen Versuchsserie[2].

Von insgesamt 33 Werten bleiben nur 3 unter 1 Atm. (—), und zwar deshalb, weil die Abschlußhähne nicht dicht schlossen. Bei tatsächlichem Abreißen gab es

[1] Dies gelang auch in dem üblichen Gipspilzversuch.

[2] Die Tonzelle dieses Apparates war von H. Walter, Töpferei, Bad König (Odenwald), angefertigt worden.

ein deutlich hörbares „Klacks" oder es stieg eine „Blase" aus der Tonzelle heraus nach oben. In diesem Moment fiel das Hg spontan auf 73—68 cm und blieb dort stehen.

Eine parallellaufende Serie mit einem ROGERSschen porous pot[1] brachte durchweg höhere Werte, und zwar in der Mehrzahl zwischen 110 und 130 cm Hg. Die größte erreichte *Steighöhe war 134 cm Hg oder 1,8 Atm.* Sie wird sich sicher noch weiter steigern lassen. Begrenzender Faktor war bei der Mehrzahl der Versuche, auch in denen das Abreißen des Wassers innerhalb der Tonzelle erfolgte, die *Adhäsion.* Auf die Bedeutung dieses Faktors soll nochmal besonders hingewiesen sein, ebenso wie auf die Tatsache, daß der Adhäsionswert nicht konstant bleibt, sondern mit der Dauer der Benetzung wächst. Das mag in molekularen Umlagerungen an der Grenzfläche des Benetzungsmittels und der benetzten Fläche seinen Grund haben; denn die Überschreitung des Atmosphärenwertes war von einer Mindestbenetzungsdauer abhängig; auch stieg der erreichte Unterdruck mit der Zahl der Versuche in einer Serie durchschnittlich an.

Letztere Erscheinung mag zum Teil auch daher rühren, daß die in inneren capillaren Hohlräumen des Tonkörpers eingeschlossene Luft durch die steigenden Unterdrucke frei wurde.

II. Die Wirkungsweise des Tensiometers.

1. Der Meßvorgang im Tensiometer.

Die *Analyse des Meßvorgangs* beginnt mit der Klarstellung der Rolle, welche die Gummiblase im Innern des ROGERSschen Tensiometers spielt (ROGERS 1935). ROGERS hat sie als Abschluß des Manometerrohres im Innern der Tonzelle als Schutz vor dort eingedrungener Luft eingeführt (ROGERS 1935, FLEISCHHAUER-BINZ 1949). Sie wirkt praktisch als Drucküberträger zwischen dem Innern der Tonzelle und dem angeschlossenen Manometer; und da sie wie das Manometersystem wassergefüllt ist und in die wassergefüllte Tonzelle hineinragt, kann das Verhältnis der Drucke zwischen Blase mit angeschlossenem Manometer und dem Innern der Tonzelle durch die Gleichung $Pa - Bl = Pi$ ausgedrückt werden, wobei *Pi* der (Unter-)Druck in dem System Blase—Manometer, *Pa* der (Unter-)Druck in der Tonzelle, *Bl* die elastische Energie der Gummiblase ist, die bei der Übertragung auf das Manometersystem überwunden werden muß.

In der Versuchsanordnung der Abb. 3 wurde manometrisch gefunden, daß der von außen über die Blase auf das Manometer ausgeübte Druck (Abb. 3, *B*) nur *ganz geringfügig verändert angezeigt* wird. Die Abweichung ist durch die Änderung der Höhe der Wassersäule über dem Hg (Abb. 3, *A*) bedingt. Bei der Korrektur ist das Verhältnis der spe-

[1] Bezogen von der Fa. Gallenkamp u. Co., London.

zifischen Gewichte von Wasser und Quecksilber (1:13,6) zu berücksichtigen.

Der Kolben (*1*) ist mit einer Wasserstrahlpumpe (*11*) durch den Schlauch (*6—7*) verbunden und der Kolbenhals mit einem eingefetteten Gummistopfen (*2*) luftdicht abgeschlossen. Mit dem Schraubenquetschhahn (*9*) kann jeder beliebige Unterdruck zwischen 0 und nahezu 1 Atm. in dem Kolben festgehalten werden. Durch den Abschlußstopfen hindurch (*2*) sind mit dem Kolben zwei Quecksilber-

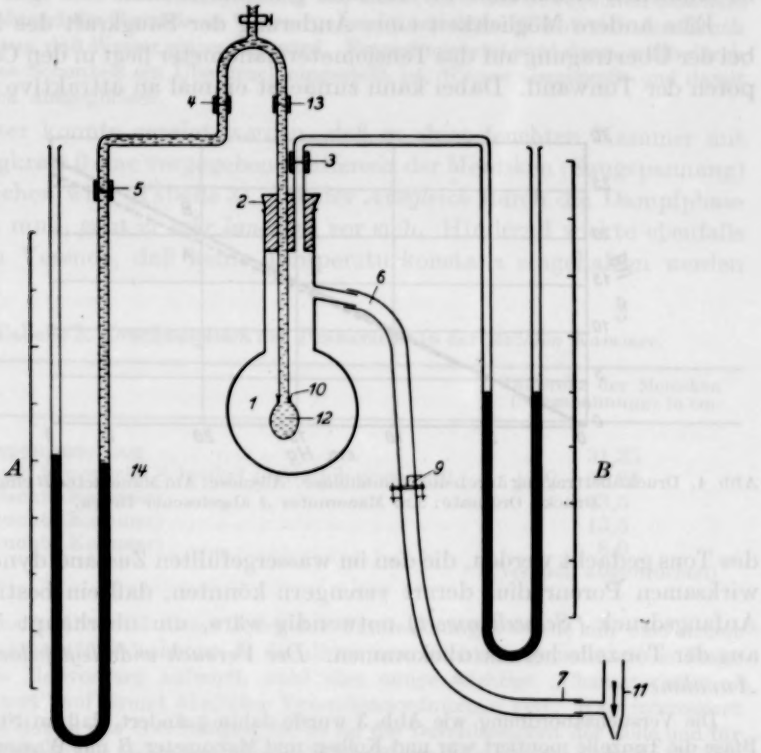

Abb. 3 *A* und *B*. Apparatur zur Prüfung der Druckübertragung durch die Gummiblase. Zeichenerklärung siehe Text.

manometer (*A* und *B*) verbunden. Das Manometer *B* kommuniziert direkt mit dem Luftraum des Kolbens. Vom Manometer *A* reicht in das Kolbeninnere ein Rohr, an dessen Ende die zu prüfende Gummiblase (*12*) angeschlossen ist. Das Manometersystem (*A*) über dem Quecksilber (*12—14*) einschließlich Blase ist mit Wasser gefüllt. Infolgedessen stehen hier die Hg-Menisken verschieden hoch. Ein Gabelstück mit Hahn am oberen Ende des Manometers (*A*) dient zur Entfernung von Luftblasen. *3*, *4*, *5* und *13* sind verbindende Schlauchstücke. Evakuiert man den Kolben, dann steigen die Quecksilbersäulen in *A* rechts und *B* links und entsprechend fallen die Säulen in *A* links und *B* rechts. Das Manometer *B* zeigt den Unterdruck im Kolben an, während sich die Gummiblase dehnt.

Ein Nachlassen der Elastizität konnte in einem Versuch, in dem eine Blase 90mal hintereinander gedehnt wurde, nicht festgestellt werden.

Trägt man den Druckanstieg in den beiden Manometern in ein Koordinatensystem ein, dann ergeben sich bei gut dehnbaren Blasen zwei Geraden, die mit zunehmendem Druck divergieren (Abb. 4). Bei schlecht dehnbaren Blasen ergeben sich gekrümmte Linien. Die Ergebnisse sind bei anfangs wassergefüllten und anfangs kollabierten Blasen übereinstimmend.

Dieses Ergebnis war naheliegend, da andere Autoren (z. B. FLEISCHHAUER-BINZ 1949) mit Tensiometern ohne zwischengeschaltete Blasen zu ähnlichen Resultaten wie ROGERS gekommen sind.

Eine andere Möglichkeit einer Änderung der Saugkraft des Bodens bei der Übertragung auf das Tensiometermanometer liegt in den Capillarporen der Tonwand. Dabei kann zunächst einmal an attraktive Kräfte

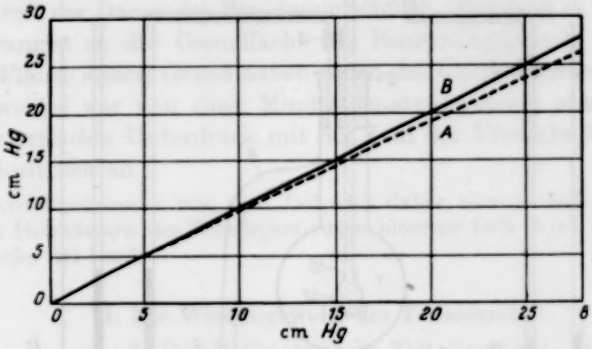

Abb. 4. Druckübertragung durch die Gummiblase. Abszisse: Am Manometer B eingestellter Druck. Ordinate: Am Manometer A abgelesener Druck.

des Tons gedacht werden, die den im wassergefüllten Zustand dynamisch wirksamen Porenradius derart verengern könnten, daß ein bestimmter Anfangsdruck *(Schwellenwert)* notwendig wäre, um überhaupt Wasser aus der Tonzelle herauszubekommen. *Der Versuch widerlegt jedoch diese Annahme.*

Die Versuchsanordnung wie Abb. 3 wurde dahin geändert, daß an Stelle der Blase die Tonzelle montiert war und Kolben und Manometer B mit Wasser gefüllt wurden. Da außerdem der Schlauch zur Wasserstrahlpumpe wassergefüllt war und aufsteigend zum Pumpenanschluß führte, konnte auch von hier keine Luft eindringen. Durch Betätigen der Wasserstrahlpumpe war jeder beliebige Unterdruck bis 65 cm Hg im Kolben erzielbar.

a) Wurde ein bestimmter Unterdruck im Kolben eingestellt, dann stieg infolge Wasseraustritts aus der Tonzelle das Hg im Manometer A erst schneller, dann langsamer, während das Hg im Manometer B sich infolge des Wasserzustromes senkte. Der Ausgleich erfolgte exponentiell bis zum völligen Gleichstand der Menisken in den Manometern A und B.

b) Das gleiche Ergebnis wurde erzielt, wenn nach dem Druckausgleich in beiden Manometern bei 60—65 cm Hg der äußere Druck (im Kolben) auf 0 gesenkt wurde. Auch hier blieb am Ende keine Differenz zwischen den Menisken.

Auch an dem Tensiometer selbst konnte bestätigt werden, daß der Apparat an sich keine falsche Druckanzeige bewirkt. Wenn die Tonzelle

beiderseits (innen und außen) von Wasser umgeben ist, verhindert der Reibungswiderstand des capillaren Systems nicht den endgültigen Druckausgleich.

Hat das Hg durch Verdunstung aus der Tonzelle eine beliebige Steighöhe erreicht, dann sinkt es wieder bis zum völligen Druckausgleich, wenn die Zelle in Wasser getaucht wird. An einem Manometer mit beweglichem Schenkel (Fleischhauer-Binz 1949), Abb. 12, kann der Vorgang beliebig vor- und rückwärts exerziert werden. Legt man eine Saugspannung an, indem man den beweglichen Schenkel senkt, während die Tonzelle in Wasser getaucht ist, dann gleicht sich der Druck dadurch aus, daß Wasser eingesaugt wird. Entgegengesetzt wird dann, wenn durch Heben des Schenkels ein Überdruck eingestellt ist, Wasser ausgepreßt und damit der Druck ausgeglichen.

Weiter konnte gezeigt werden, daß in einer feuchten Kammer mit der Saugkraft 0 eine vorgegebene Differenz der Menisken (Saugspannung) ausgeglichen wird (Tabelle 3). Da der *Ausgleich* durch die Dampfphase erfolgen muß, geht er *sehr langsam* vor sich. Hindernd wirkte ebenfalls bei dem Versuch, daß keine Temperaturkonstanz eingehalten werden konnte.

Tabelle 3. *Druckausgleich am Tensiometer in der feuchten Kammer.*

		Differenz der Menisken (Saugspannung) in cm
10. 6. Ausgangsstellung		31,35
10. 6. Durch bewegliche Schenkel zusätzlich eingestellt	+30	61,35
20. 6. (Feuchte Kammer)		43,5
27. 6. (Feuchte Kammer)		13,5
1. 7. (Feuchte Kammer)		8,0
		(Versuch abgebrochen)

Erst nach Abschluß dieses Teiles der Untersuchungen wurde mir eine Arbeit von Richards (1949) bekannt, in der dieser zwar nicht die grundsätzliche Frage nach dem Meßvorgang aufwirft, wohl aber einige wichtige „Characteristics of Tensiometers" auf Grund ähnlicher Versuchsanordnungen gibt. Hier interessiert vor allem, daß in den Gleichungen, die er für die Durchlässigkeit der Zelle und für ihre Anzeigeträgheit formuliert, keine additive Konstante enthalten ist, die Kurven also durch den Nullpunkt gehen. Auch nach Richards wird also ein vollkommener Druckausgleich erreicht, wobei die Geschwindigkeit des Ausgleiches exponentiell abklingt.

2. Der Einfluß der Bodenstruktur.

a) Bodenstruktur und Wasserbewegung im allgemeinen. Die bisherigen Ergebnisse lassen den *Verdacht* auftauchen, *daß die Ursache für die geringen Meßwerte des Tensiometers außerhalb des Apparates im Boden zu suchen sei.* In diese Richtung weist auch die bekannte Tatsache, die durch eigene Versuche erhärtet wurde, daß die capillaren Endsteighöhen der Böden immer erheblich niedriger sind, als nach der Weite der Bodencapillaren zu erwarten wäre. Tatsächlich ist die Bodenkunde in jüngerer Zeit sehr stark von der klassischen Theorie im Sinne Zunkers abgerückt

(VAGELER u. ALTEN 1931, VAGELER 1932, LAATSCH 1944). Die Wasserfüllung der Bodencapillaren wird als sekundärer Vorgang angesehen, während als Haupttriebkraft des Wasseraufstieges die Hydratationsenergie der festen Bodensubstanz gilt. Zweifellos bedeutet diese Betrachtung einen großen Fortschritt in der Beurteilung des Wasserhaushaltes der Böden. Es darf aber nicht übersehen werden, daß die *„Capillarität"*, wenn man darunter ganz allgemein die Wasserbewegung im Hohlraumgefügesystem des Bodens versteht, eine nicht geringe Rolle spielt. Dieses Hohlraumgefüge zwischen den Bodenpartikeln und innerhalb der Bodenkrümel ist sehr kompliziert und mannigfaltig gestaltet.

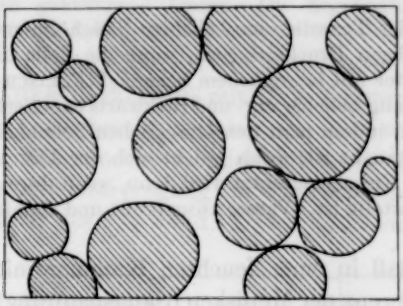

Abb. 5. Modellschnitt des Bodenhohlraumgefüges. Schraffiert: „Bodenteilchen", weitere Erläuterung siehe Text.

Die geometrische Struktur der Bodenhohlräume hat man schon früher modellmäßig zu erfassen versucht (GRADMANN 1928, ZUNKER 1930). Durch ein ganz *einfaches Modell* kann man sich eine Vorstellung davon verschaffen.

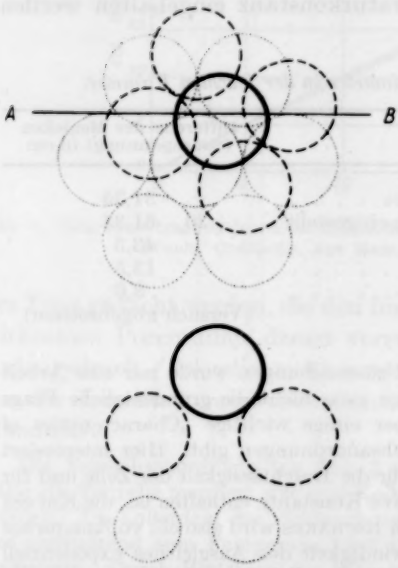

Abb. 6. Bodenhohlraummodell. Oben: 3 übereinanderliegende Lagen gleich großer Kugeln von oben gesehen; punktiert unterste Lage, gestrichelt 2. Lage; ausgezogen oberste Lage, nur durch eine Kugel dargestellt. Unten: Senkrechter Schnitt durch die 3 Lagen in der Linie A—B des oberen Bildes, die einzelnen Punkte des Schnittes sind geometrisch projiziert.

Ein kleiner Pappkarton ($6 \times 6 \times 15$ cm) wird mit Früchten z. B. von *Malus prunifolia*, die einen Durchmesser von 1,5 bis 2,5 cm haben, gefüllt. Diese Früchte sind nicht ganz rund und auch nicht ganz gleich groß, so daß nicht wie bei gleich großen Kugeln eine dichte Packung entsteht. Gießt man nun den Karton mit flüssigem Paraffin aus, dann kann man den durch Eintauchen in Wasser erstarrten Block in jeder Richtung mit dem Messer durchschneiden und die Früchte herauslösen. Damit hat man ein Negativ des Hohlraumsystems.

Es zeigt sich, daß in jeder beliebigen Schnittebene (Abb. 5) ganz verschieden große „Leerflächen" erscheinen, die von ziemlich bizarrer Form sind, obwohl wir es hier noch mit verhältnismäßig einfachen, festen Teilchen zu tun haben. Solche Schnittflächen lassen sich auch zeichnerisch konstruieren, wie Abb. 6

für gleich große Kugelteilchen zeigt. Obwohl die Modelle sehr schematisiert und vergrößert sind, geben sie doch das Wesentliche der Bodenstruktur wieder: die *unregelmäßige Gestaltung der Bodenhohlräume*. Engste „Durchgänge" wechseln mit weiten Spalten in ganz zwangloser Folge.

Denkt man sich das Wasser in einem solchen System aufsteigend, dann sieht man es an den *weiten* Hohlräumen zuerst langsamer werden und dann zum Stillstand kommen (HAINES 1930), *engere* Räume dagegen noch weiter aufwärts füllen. Da aber die Hohlräume in einem bunten Mosaik ineinander übergehen, so werden auch die in engere Capillaren führenden Wasser„fäden" bald an weiteren Stellen angehalten. Wo der capillare Aufstieg aufhört, wird das Wasser infolge der Hydratationsenergie der Bodenteilchen an deren Oberfläche entlang weiter bewegt. Die so entstehenden *Wasserfilme sind äußerst dünn*, so daß ihre Bezirke sich einzeln verhältnismäßig scharf gegen die capillar gefüllten Leitungsstrecken absetzen. Infolge der unregelmäßigen Bodenstruktur entsteht jedoch insgesamt eine mehr oder weniger breite Übergangszone.

Da die *Reibung in den dünnen Wasserfilmen enorm groß* ist, ist in ihnen die Geschwindigkeit der Wasserbewegung sehr gering und eine Wasserleitung über längere Strecken praktisch unmöglich. Eine ungefähre Anschauung geben schon die Verhältnisse in engen Glascapillaren, für die man nach dem POISEUILLEschen Gesetz die Reibung berechnen kann. In einer Capillare von 2 μ Durchmesser braucht das Wasser zur Fortbewegung um 1 cm bei einer Druckdifferenz von 1 Atm. 1,5 min bei einem Durchmesser von 0,2 μ werden für die gleiche Strecke bereits 9 Tage benötigt. Dabei handelt es sich im Boden um noch wesentlich dünnere Wasserlamellen an den Erdkrümeln[1].

Wie hoch das Wasser in einem Boden aufsteigt, hängt also einmal von dem Reibungswiderstand im Hydratationswasser ab, und zum anderen davon, wie hoch es mit verhältnismäßig geringer Reibung capillar hochsteigen kann. Beide Faktoren wirken zusammen. Die Kurve der Steighöhe in Abhängigkeit von der Hydratationsenergie allein würde bei gleichbleibender Korngrößenzusammensetzung asymptotisch einem Maximum zustreben, weil der Reibungswiderstand mit zunehmender Hydratationsenergie exponentiell wächst. Der capillare Aufstieg aber bringt ein bei mittleren Korngrößen liegendes Optimum in diese Kurve hinein[2], wie schon ATTERBERG (1908) zeigen konnte. Anscheinend wirkt unterhalb von diesem bei großen Korngrößen die capillare Hohlraumsaugfähigkeit begrenzend, oberhalb bei feinkörnigen Böden aber der

[1] Zweifellos gilt das POISEUILLEsche Gesetz nicht mehr für das komplizierte Hohlraumsystem des Bodens, die Reibungswiderstände sind dort noch um Zehnerpotenzen größer. Siehe auch S. 223.

[2] Eine eingehendere Auseinandersetzung mit den sehr fortschrittlichen Anschauungen VAGELERS (VAGELER u. ALTEN 1931, VAGELER 1932) muß einer späteren Arbeit vorbehalten werden.

Reibungswiderstand in den durch das Hydratationswasser zunehmend verengten „Capillaren". Bei diesen Überlegungen wird verständlich, warum sich in einer, mit einem Ende freies Wasser berührenden Bodensäule ein sehr starkes Feuchtegefälle einstellt, wie aus Tabelle 4 hervorgeht.

Es ergeben sich von unten nach oben 3 Zonen: a) gleichmäßig großer Wassergehalt, nach oben nur wenig abnehmend, b) hoher bis mittlerer Wassergehalt, gleichmäßig stark abnehmend, c) sehr geringer Wassergehalt mit steilem Gefälle ausklingend. Nach den oben entwickelten Anschauungen ist der Abschnitt b der Teil, in dem die Aufwärtsbewegung des Wassers durch Hohlraumwirkung und Reibung langsam abklingt, während zwischen b und c der lentocapillare Punkt zu suchen ist, wo infolge der die vorwärts- (aufwärts-) bewegenden Kräfte überwiegenden Reibung der Wasseraufstieg zum Stillstand kommt.

Tabelle 4. *Feuchteverteilung in einer mit leichtem Lehmboden gefüllten Glasröhre, Durchmesser 1,5 cm nach 4tägigem capillarem Wasseraufstieg.*

Höhe über Wasserniveau cm	% Wasser / Trockengewicht	Differenz	
20—22	7,4		c
		10,0	
18—20	17,4		
		3,8	
16—18	21,2		
		1,8	
14—16	23,0		
		3,0	
12—14	26,0		
		2,5	
10—12	28,5		b
		4,8	
8—10	33,3		
		2,9	
6—8	36,2		
		2,1	
4—6	38,3		
		4,3	
2—4	42,6		
		0,5	
0—2	43,1		a

Schon in einer vorläufigen Mitteilung (STOCKER u. KAUSCH 1952) wurde darauf hingewiesen, daß die Beziehungen zwischen Boden und Wasser bei der Steighöhenanordnung und beim Tensiometer im wesentlichen dieselben sind.

b) Steighöhenverlauf. Beobachtet man den zeitlichen Verlauf des Wasseraufstieges in einer Säule lufttrockenen Bodens, dann erhält man eine Art Hyperbel (Abb. 8). Es stellt sich praktisch eine Endsteighöhe ein. Das in der Säule vorhandene Feuchtegefälle ist zwangsweise von einem Saugkraftgefälle begleitet. Zu betonen ist, daß Feuchte- und Saugkraftgefälle steiler sind, als den hydrostatischen Verhältnissen in einer kontinuierlich aufgestiegenen capillaren Wassersäule entsprechen würde, weil die strukturellen Reibungswiderstände der capillaren Saugkraft entgegenwirken.

Zeitkurven der Art wie beim capillaren Wasseraufstieg erhält man nun auch für den Druckanstieg im Manometer (Abb. 9) des Tensiometers (STOCKER u. KAUSCH 1952). Wir können dies wegen der Ähnlichkeit der Versuchsanordnungen als Hinweis dafür nehmen, daß auch von der Tonzelle des Tensiometers nach dem Boden ein Feuchtegefälle besteht, und weil mit dem Feuchtegefälle ein Saugkraftgefälle verknüpft ist, so

wird die Saugkraft von der Tensiometerzelle nach dem Boden ansteigen. Der Nachweis eines solchen Feuchtegefälles würde also bedeuten, daß mit dem Tensiometer zu niedrige Bodensaugkräfte gemessen werden. Ihm wenden wir uns nun zu.

c) Das Feuchtegefälle um das Tensiometer. In den nun folgenden Untersuchungen über den „externen" Teil des Meßvorgangs sollte die Existenz dieses *Feuchtegefälles* geprüft werden.

Zuerst sollte die Frage geklärt werden, ob eine vorgegebene an das im Boden aufsteigende Wasser angelegte Saugspannung die capillare Endsteighöhe an sich beeinflußt. Hierzu diente die in der Abb. 7 dargestellte Versuchsanordnung.

Die Apparatur wurde erst ohne das Rohr (*1*) bei gleichem Stand der Schenkel in der Linie *A—B* mit Wasser gefüllt. Sodann wurde das mit lufttrockenem durch das 2 mm-Sieb gesiebten Sand beschickte und mit Gaze verschlossene Rohr in den Schliff (*2*) eingesetzt und hierauf sofort die gewünschte Anfangsspannung durch Senken des beweglichen Schenkels (*5*) eingestellt.

Zur Kontrolle war ein mit Gaze geschlossenes Rohr mit dem gleichen Sand direkt in Wasser eingestellt worden. Nach 24 Std war zwischen den beiden Rohren in der an der Verfärbung sichtbaren Steighöhe eine Differenz abzulesen, die der vorgegebenen Saugspannung entsprach.

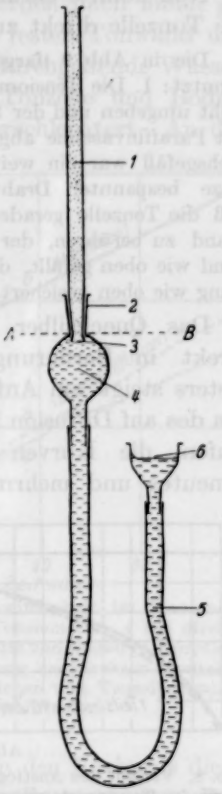

Abb. 7. Apparat für capillare Steighöhen mit Saugspannung. *1* Mit Erde gefülltes Steigrohr; *2* Schliff zur dichten Verbindung zwischen dem Steigrohr und der wassergefüllten Apparatur; *3* Gazeabschluß des Steigrohres; *4* Glasglocke; *5* Gummischlauch; *6* Niveaugefäß.

Das im Boden „spannungsfrei" aufsteigende „Capillarwasser" beeinflußt tatsächlich die Endsteighöhe, wodurch die oben entwickelten Vorstellungen bestätigt werden. Infolge dieses *Steighöheneffektes* wird dem Tensiometer vom Boden capillar um so weniger Wasser entzogen werden können, je höher die Quecksilbersäule im Manometer bereits steht.

Für anderes Bodenmaterial fehlen noch Zahlen. Grundsätzlich dürfte sich das gleiche Ergebnis einstellen.

Die Art der Wasserbewegung zwischen Tonzelle und Boden war Gegenstand der nächsten Untersuchung. Es ließ sich zeigen, daß der Wasseraustritt aus der Zelle in den Boden in der Hauptsache durch capillare bzw. adsorptive Saugung des Bodens und nicht durch Dampfdiffusion bewirkt wird. Auch hier bestätigt sich wieder die Parallelität

zwischen Steighöhen- und Tensiometerversuchsanordnung, zwischen direkt im Boden aufsteigendem Wasser und aus der Tensiometerzelle in den Boden eindringendem Wasser (Abb. 8).

Nun konnte daran gegangen werden, nach dem Feuchtegefälle um die Tonzelle direkt zu suchen.

Die in Abb. 9 dargestellte Tensiometerversuchsanordnung wurde wie folgt benutzt: 1. Die Tensiometerzelle war im Versuchsgefäß von lufttrockenem Sand dicht umgeben und der Sand gegen Verdunstung mit Paraffinvaseline abgedeckt. 2. In das Versuchsgefäß war ein weitmaschiger mit lockerer Gaze bespannter Drahtzylinder so eingesetzt, daß die Tonzelle gerade hineinpaßte, ohne die Wand zu berühren, der übrige Raum war mit Sand wie oben gefüllt, das Gefäß gegen Verdunstung wie oben gesichert.

Das Quecksilber des mit dem Sand direkt in Berührung stehenden Tensiometers steigt am Anfang weit rascher als das des auf Diffusion beschränkten. Später laufen die Kurven parallel (Abb. 10). Erneutes und mehrmaliges Ansteigen im Versuch kann man bewirken, wenn man den Sand um die Tonzelle herum in zeitlichen Abständen mischt und dann jeweils die Versuchsanordnung wieder herstellt.

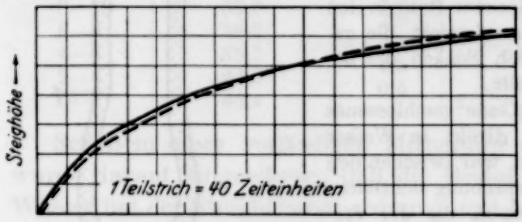

Abb. 8.

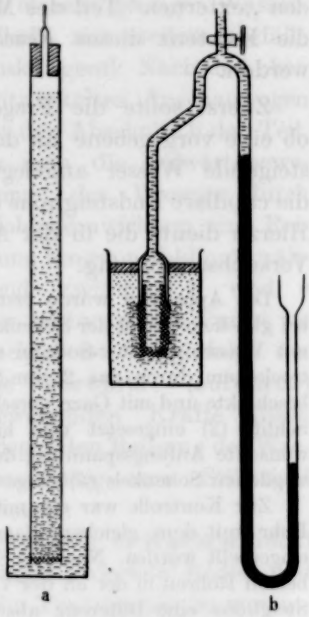

Abb. 9 a u. b.

Abb. 8. Verlauf des Anstiegs des Capillarwassers in einer Bodensäule und des Manometerdrucks im Tensiometerversuch. ——— Bodensäule: cm H_2O/sec, -------- Tensiometer: cm Hg./min. (Nach STOCKER u. KAUSCH.)

Abb. 9 a u. b. Schema der Versuchsanordnungen der capillaren Steighöhe und der Tensiometermessung. Punktiert: Erde, bei a in Steigrohr; bei b im Versuchsbehälter. Waagrecht gestrichelt: Wasser; schraffiert: Verschlüsse gegen Verdunstung, bei a Stopfen, bei b Paraffin-Vaseline; doppelt schraffiert: Bei a Gazeabschluß, bei b Tonzelle; schwarz ausgezogen: Hg-Füllung des Tensiometermanometers. (Nach STOCKER u. KAUSCH.)

Aus dem Versuchsergebnis kann folgendes abgeleitet werden: Schon beim Manometerstand 0 wird durch Wirkung der feinporigen Tonmembran das grobe Hohlraumsystem des Bodens gar keine Saugfähigkeit entwickeln. Nur die feinen Hohlräume der Bodenkrümel werden zu Beginn des Versuchs Tensiometerwasser capillar einsaugen. Gleichzeitig verschwindet der die Tonoberfläche überziehende Wasserfilm. Die

weitere Wasserbewegung in den Boden muß hauptsächlich an der Oberfläche der Bodenteilchen vor sich gehen. Mit steigendem Hg-Meniskus im Manometer erhöht sich der Unterdruck im Innern der Tonzelle und die Wassermenisken in der porösen Tonwand werden nach innen gesogen. Bei der ganz verschiedenen Struktur der festen Tonwand und des Bodens ist es nicht denkbar, daß einheitlich durchgehende Wasserfäden existieren. Der Wasserkontakt zwischen Tonzelle und Bodenteilchen wird mit steigender Quecksilbersäule verschlechtert. An den sehr dünnen Berührungsstellen wird der Nachleitwiderstand erheblich. Er addiert sich zu dem Reibungswiderstand, den das Wasser bei seinem Vorkriechen an den Bodenteilchen erfährt, und hauptsächlich *er* bringt die Wasserbewegung schließlich zum Erliegen; vorausgesetzt, daß die Versuchsbedingungen nach Abb. 9 eingehalten werden, daß nämlich die Bodenprobe nach außen vollkommen abgeschlossen ist und kein Wasserdampf entweichen kann. *Es entsteht ein stationäres Feuchtegefälle.*

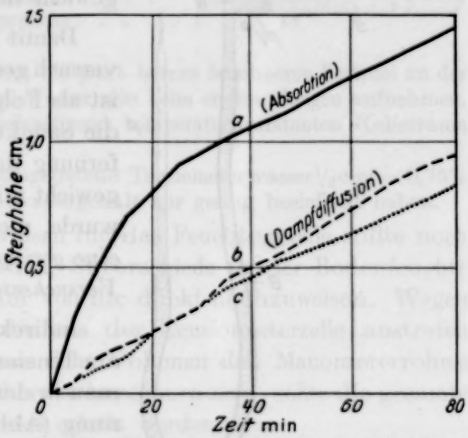

Abb. 10. Steiggeschwindigkeit im Manometer beim eingegrabenen Tensiometer. *a* Bei direkter Berührung von Tonzelle und Boden (Absorption); *b* u. *c* bei Verhinderung des direkten Kontaktes zwischen Bodenteilchen und Tonzellenwand (Dampfdiffusion).

Die an dem Austausch beteiligte relativ geringe Wassermenge ist wohl mit dafür verantwortlich, daß man den Nachweis dieses Feuchtegefälles bisher vergeblich versucht hat (FLEISCHHAUER-BINZ 1949)[1]. Bei unserer Versuchsapparatur konnte diese Wassermenge bei einer Steighöhe des Quecksilbers von 75 cm allerhöchstens 10 cm^3 auf 100 cm^2 Tonzellenoberfläche betragen; bei Capillarmanometer ist die Menge aber noch viel geringer.

Bei einem eigenen Tensiometersteigversuch in gesiebtem Rheinsand, bei dem als Versuchsgefäß ein Becherglas benutzt wurde, in welchem an den Seiten zwischen Tonzelle und Glas eine etwa 2 cm dicke Sandschicht Platz hatte, während vom Boden der Zelle bis zu dem des Glases 6—8 cm blieben, konnte allerdings schon an der Dunkelfärbung des Sandes rings um die Tonzelle der höhere Wassergehalt im Bereich der Tensiometerzelle bobachtet werden. Hier war aber im lufttrockenen Sand im Laufe von Wochen das Hg auf über 1 Atm. geklettert, dann abgerissen und auf 74 cm stehengeblieben. Infolgedessen konnte aus der Tonzelle mehr Wasser entweichen als beim normalen Versuch. Der Verdunstungsverlust war wie in der Versuchsanordnung der Abb. 9 verhindert.

[1] Eine weitere wichtige Ursache ist der „Feuchtesprung" (vgl. S. 238).

Um die Bedingungen für das Feuchtegefälle günstiger zu gestalten, wurde eine veränderte Tensiometeranordnung (Abb. 11) zusammengestellt (STOCKER u. KAUSCH 1952), in der die Tensiometerzelle durch ein einfaches Tonplättchen und das die Versuchserde enthaltende Gefäß durch ein enges waagrecht verlaufendes Glasrohr ersetzt ist. Mit diesem Apparat konnte das Feuchtegefälle in dem sandgefüllten Rohr nach eingetretenem Gleichgewicht nachgewiesen werden (Tabelle 5).

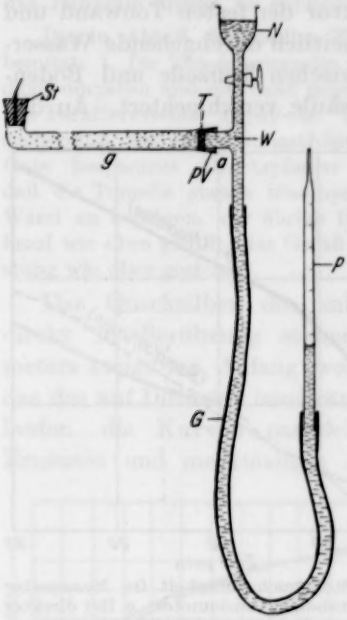

Abb. 11. Versuchsanordnung zum Nachweis des Feuchtegefälles zwischen Tonzellenwand und Boden. Zeichen wie bei Abb. 9. Das Gefäß mit der Versuchserde ist durch das waagrechte Rohr *g* ersetzt; *a* waagrechter Abzweig mit aufgekittetem Tonplättchen *T*; *G* Gummischlauch mit *P* Pipette rechts; *St* Gummistopfen mit Glascapillare; *PV* Paraffin-Vaselinedichtung; *N* Nachfülltrichter; W Wasserfüllung.

Damit ist die Brücke zum Steighöhenversuch geschlagen. Nahe der Tonmembran ist als Folge des größeren Wassergehaltes die Saugkraft geringer als in einiger Entfernung davon; und da praktisch Gleichgewicht mit dem Manometer herrscht (dies wurde mehrere Tage beobachtet), wird *eine geringere Saugkraft angezeigt, als die Versuchserde in Wirklichkeit hat.*

Indirekt läßt sich dieses Gefälle auch am Tensiometer selbst nachweisen, indem man in der beschriebenen Versuchsanordnung (Abb. 9) erst das Gleichgewicht abwartet, was mehrere Tage bis Wochen dauert, dann rasch den Boden um die Tonzelle mischt und die Versuchsanordnung wiederherstellt. Jetzt steigt die Hg-Säule erneut bis zu einem höheren Gleichgewicht, z. B. in einem durchgeführten Versuch um 25 cm, nach erneuter Durchmischung um weitere 5 cm, weil die angefeuchtete Krümelschicht direkt an der Tonwand durch trockeneren Boden ersetzt wird.

Man kann den Nachweis auch so führen, daß man in der Versuchsanordnung der Abb. 9 Gleichgewicht abwartet, und dann unter gleichzeitigem Nachfüllen den Manometerhahn öffnet. Die Hg-Säule sinkt damit bis auf ihre Ausgangsstellung und steigt nach Schließen des Hahns neuerdings, jedoch nicht mehr bis zu ihrer

Tabelle 5. *Feuchtegefälle im waagrechten Sandrohr des veränderten Tensiometers (15 cm H_2O-Saugspannung).*

Abstand von Tonplättchen in cm	0	0—2	2—4	4—6	6—8	8—10
Wassergehalt in % Trockengewicht . . .	0	7,4	7,9	6,56	5,94	2,6
Differenz			0,5	1,34	0,62	3,34

Tabelle 6. *Nachweis des Feuchtegefälles am Tensiometer durch mehrmaliges Ansteigenlassen der Quecksilbersäule im gleichen Versuch.*
(Versuchserde war Lehmboden von 24% Wassergehalt, das Tensiometermanometer hatte schon seit Wochen Gleichgewicht erreicht.)

	Niveaudifferenz cm Hg
Ausgangsstellung	28
Am 3. 11. Druck weggenommen (s. Text) .	0
Vom 30. 11. bis 3. 12. Gleichgewicht . . .	18,4
Am 3. 12. Druck weggenommen	0
21. 12. bis 3. 1. 52 Gleichgewicht	18

ursprünglichen Höhe (Tabelle 6), denn die jetzt bereits feuchteren Krümel an der Tonwand können nicht mehr so viel Wasser wie beim ersten Saugen aufnehmen.

Der Versuch wurde in einem befriedigend temperaturkonstanten Kellerraum ausgeführt.

Das in die Versuchserde (1 kg) eingetretene Tensiometerwasser $^1/_2$ cm^3 = 0,75% Trockengewicht kann deren Gesamtwassergehalt nur gering beeinflußt haben.

Nach diesen indirekten Beweisen für das Feuchtegefälle sollte noch ein Versuch unternommen werden, Unterschiede in der Bodenfeuchte nahe der Tonzelle und entfernter von ihr direkt nachzuweisen. Wegen der geringen Wassermengen, die aus der Tensiometerzelle austreten konnten und die theoretisch aus dem Volumen des Manometerrohres und der Steighöhe des Quecksilbers zu berechnen sind, sollte die gesamte Summe des ausgetretenen Wassers erfaßt werden.

Zu dem Versuch wurde die Anordnung nach Abb. 9 benutzt. Ähnlich wie S. 234 beschrieben, wurde über die Tonzelle ein Drahtkorb gestülpt, der überall 5 mm Abstand hielt. Der Zwischenraum war mit der lufttrockenen Versuchserde gefüllt, ebenso schloß der Drahtkorb selbst völlig dicht an die Erde des Versuchsgefäßes an.

Aber auch nach reichlicher Steighöhe des Quecksilbers konnte innerhalb und außerhalb des Drahtkorbes kein Unterschied, sondern nur gleicher Wassergehalt festgestellt werden (s. auch Fleischhauer-Binz).

Pflanzenversuche gaben Hinweise zur Erklärung dieses Tatbestandes.

d) Gefällebildung im Pflanzenversuch. Nicht verweichlichte Coleuspflanzen (*Coleus shirensis*) mit gut entwickeltem Wurzelsystem (im 2 Liter-Becherglas) welkten bei einem Stand der Hg-Säule zwischen 25 und 35 cm. Die Versuchserde (Kompost-Lauberdemischung) schien zu diesem Zeitpunkt „ausgetrocknet". Eine Bestimmung mit der Nullpunktsmethode (Fleischhauer-Binz 1949) ergab 53 cm Hg. Mit der Capillarmethode (Ursprung u. Blum 1930) wurden 5 Atm. gemessen[1].

In einem zweiten Versuch, in dem nach eingetretenem Welken bewässert, und nach erneutem Welken jeweils wieder bewässert wurde, war

[1] Die Werte seien hier einstweilen ohne weitere Diskussion nebeneinandergestellt, da über den Gegenstand noch umfangreichere und genauere Untersuchungen durchgeführt werden sollen.

die Tonzelle schließlich von Wurzeln dicht umwachsen. Trotzdem änderte sich nichts an dem Ergebnis der Saugkraftbestimmung. Dies war erstaunlich, denn nach den Vorstellungen über das Feuchtegefälle wäre anzunehmen gewesen, daß die in das Gefälle hineinreichenden Wurzeln einen weiteren Wasseraustritt aus dem Tensiometer und damit einen höheren Hg-Stand im Manometer hätten bewirken müssen. Dies war aber offensichtlich nicht der Fall. *Vielmehr war jeweils bei Abbruch eines Versuchs die Zelle außen völlig trocken.* Es fehlte damit scheinbar das aus dem vorhergehenden zu fordernde Feuchtegefälle.

Oberflächlich betrachtet scheint das Versuchsergebnis eine Stütze für die Ansicht derjenigen Autoren, die das Feuchtegefälle von der Tonzelle in den Boden bestreiten, einen praktisch vollkommenen Saugkraftausgleich zwischen Tensiometer und Boden behaupten, und aus den niedrigen Tensiometerwerten folgern, daß die Pflanzenwurzeln nur das ganz schwach im Boden gebundene Wasser aufnehmen könnten.

Die in den letzten Abschnitten angestellten Überlegungen über die Gefällebildung und ihre experimentellen Belege lassen aber keinen Zweifel über ihre grundsätzliche Richtigkeit zu. Der Grund für das gering ausgeprägte, ja sogar fehlende Gefälle ist vielmehr in einer speziellen Tensiometereigenschaft zu suchen, die gerade bei dem oben beschriebenen Pflanzenversuch deutlich wird. Die Tatsache nämlich, daß die Tonzelle außen vollkommen trocken schien, obwohl der Unterdruck in ihrem Innenraum mit 35 cm Hg recht bescheiden war, gibt zu denken. Denn da ist ja doch ein „Feuchtegefälle" zwischen Innen und Außen der Tonzelle, *nur ist dieses Gefälle sehr steil auf die Tonwand beschränkt*, so daß es gerechtfertigt ist, von einem *Feuchtesprung* zu reden. Eine Erklärung dafür bietet sich in der Vorstellung, die bei der Besprechung der Wasserbewegung zwischen Tonzelle und Boden (S. 235) entwickelt wurde, daß bei steigendem Unterdruck im Innern der Tonzelle die Wassermenisken ihrer Capillarporen in die Tonwand hinein und von der Außenoberfläche zurückgezogen werden. Die dadurch bereits in der Tonwand hohen Reibungswiderstände verhindern praktisch den weiteren Ausgleich. Das Zurücksaugen des Wassers in die Tonwand bewirkt ferner, daß die aus der Tonzelle in den Boden austretende Wassermenge noch wesentlich geringer ist, als oben berechnet.

3. Der Feuchtesprung zwischen Tonzelle und Boden.

Bei den Steigversuchen zur Prüfung des Tensiometermeßbereichs war bereits aufgefallen, daß die frei in die Luft hängende bei Gleichstand der Hg-Menisken völlig nasse, noch mit großen Tropfen behangene Zelle unter dem Einfluß des Gebläses langsam abtrocknete, daß dann erst (bei noch feuchter Oberfläche des Tons) das Quecksilber merklich zu steigen begann, und daß weiterhin die Feuchtigkeit der Tonoberfläche

immer mehr verschwand. Da die Tonwand gut homogen ist und sie besonders bei den maschinell gefertigten Pots der Fa. Gallenkamp, London, eine gleichmäßige poröse Gefügestruktur hat, da ferner durch die Vorbehandlung vor den Versuchen eine restlose Infiltration der Hohlräume mit Wasser gesichert ist, so muß hier dieser Feuchteabfall wie beim Pflanzenversuch an der Oberfläche der Tonwand steil zusammengedrängt sein.

Die den Feuchtesprung in der Tonwand verursachende Meniskenbewegung im Manometer konnte auch mit der Nullpunktmethode (Abb. 12) nachgewiesen werden. Es konnte gezeigt werden, daß bei Anlegen einer Saugspannung oder Vergrößerung derselben der Quecksilbermeniskus des festen Manometerschenkels dadurch sinkt, daß das Wasser in die Tonwand hineingezogen wird (Tabelle 7).

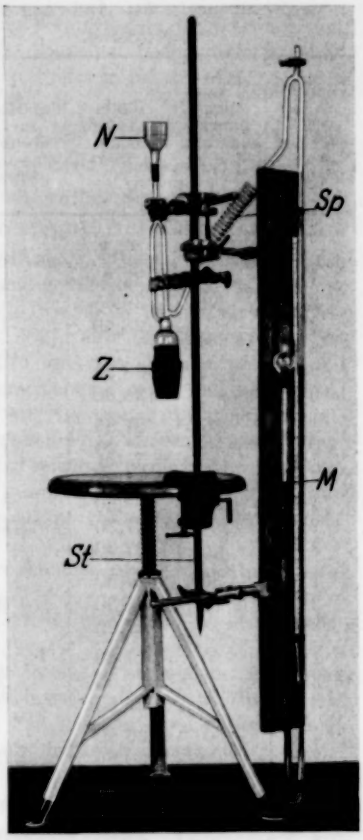

Abb. 12. Nullpunkttensiometer. Die starr verschmolzene Glasapparatur ist an einem Stativ *St* befestigt; *Z* Tonzelle mit Aufsatz; *Sp* verbindende Glasspirale (Feder) und am Brett montiert das Manometer *M*, der linke Manometerschenkel ist beweglich; *N* Nachfülltrichter.

Der Versuch ging so vor sich, daß, nach Ablesen des Quecksilberstandes im feststehenden Schenkel des Nullpunkttensiometers, durch Senken des beweglichen Schenkels eine zusätzliche Saugspannung von 30 cm angelegt wurde. Nach 6 min Wartezeit konnte eine Senkung des Quecksilbers im festen Schenkel um 0,6 cm festgestellt werden. Jetzt wurde durch Heben des beweglichen Schenkels die Saugspannung wieder um 30 cm verringert. Daraufhin stieg das Quecksilber des festen Schenkels, und zwar nach 3 min um 0,6 cm. Dann wurde wieder die Saugspannung um 30 cm vergrößert usw. Die Zahlen zeigt die Tabelle 7. Die Spalte 3 der Tabelle gibt die absolut abgelesenen Zahlen der Skala, die für sich keine besondere Bedeutung haben, da der Nullpunkt (27,8) willkürlich ist. Die Zahlen nehmen auf der Skala von oben nach unten zu, so daß größer werdende Zahlen ein Absinken, kleiner werdende ein Steigen des Quecksilbers bedeuten.

Bei an die Zimmerluft grenzender Tonzelle fiel der Meniscus nach Vergrößerung der angelegten Saugspannung nur kurze Zeit (2—3 min) ab, um dann wieder unter der Wirkung der Verdunstung zu steigen. War die Verdunstung von der Tonzellenoberfläche verhindert — dies wurde erreicht durch ein über die Tonzelle geschobenes, unten mit Wasser gefülltes und oben mit feuchtem Filtrierpapier verstopftes

Becherglas —, dann konnte nach Wiederherstellung der ursprünglichen Saugspannung das Einsaugen der Wassermenisken auch wieder fast vollständig rückgängig gemacht werden (Tabelle 8).

Tabelle 7. *Meniskenänderung im Tensiometermanometer bei Änderung der Saugspannung.*

Minuten nach Änderung der Saugspannung	± Saugspannungsänderung cm	Skala Ablesung in cm (s. Text)	Änderung des Hg Men. im feststehenden Manometerschenkel
	+30	27,8	
1		28,3	
2		28,35	
3		28,40	−0,6
4		—	
5		28,35	
6		28,30	
1	−30	27,85	
2		27,70	+0,6
3		27,60	
1	+30	27,50	
2		27,30	−0,4
3		27,90	
1	−30	27,50	
2		27,30	+0,6
3		27,20	
1	+30	27,60	
2		27,50	−0,3
3		27,50	
1	−30	26,90	
2		26,85	+0,65
3		26,75	
1	+30	27,20	
2		27,10	−0,45
3		27,00	
1	−30	26,60	
2		26,40	+0,6
3		26,30	

Tabelle 8. *Meniskenänderung im Tensiometermanometer bei Änderung der Saugspannung.*

Minuten nach Änderung der Saugspannung	± Saugspannungsänderung cm	Skala Ablesung in cm (s. Text)	Änderung des Hg Men. im feststehenden Manometerschenkel
	+30	31	
1		31,9	
2		32,1	
3		32,3	
4		32,4	
5		32,5	
6		32,5	
7		32,5	
8		32,5	
9		32,55	
10		32,55	−1,55
	−30		
1		32,0	
2		31,85	
3		31,8	
4		31,7	
5		31,6	
6		31,55	
7		31,5	
8		31,45	
9		31,4	
10		31,35	+1,20

4. Folgerungen.

Das Feuchtegefälle von der Tonzelle zum Boden, das von den strukturellen Eigenheiten der Tonwand und des Bodens verursacht ist, bedeutet, daß auch ein Saugkraftgefälle existiert, d. h., daß der vom Tensiometermanometer angezeigte Wert geringer ist als die Saugkraft des das Tensiometer umgebenden Bodens. Die Tensiometerwerte sind also keine wahren Bodensaugkraftwerte und können deshalb auch nicht als solche physiologisch diskutiert werden. Die Frage der richtigen Bodensaug-

kraftmessung wird so erneut aufgeworfen, zumal da in jüngster Zeit vielfach gerade die Tensiometerwerte als einwandfreie Saugkraftwerte anerkannt worden sind (WALTER 1950, FLEISCHHAUER-BINZ 1949, HUBER 1951, PAECH-SIMONIS 1952).

Durch das Zurückweichen der Menisken bei der Vergrößerung der Saugspannung wird auch die Nullpunktmessung problematisch. Auch bei dieser Methode bildet sich ein Gefälle, wenn es auch nicht ganz so steil ist wie bei der Methode nach ROGERS (FLEISCHHAUER-BINZ 1949).

Über die Brauchbarkeit des Tensiometers bei ökologischen und physiologischen Untersuchungen ist damit noch kein abschließendes Urteil gefällt, da die so gemessenen Werte sehr wohl einen physiologischen Sinn haben können, mindestens aber als Relativwerte gute Anhaltspunkte geben.

Einige der bei FLEISCHHAUER-BINZ (1949) offengebliebenen Fragen lassen sich nach Kenntnis der Gefällebildung und des sinkenden Meniscus zwanglos erklären; z. B. die Tatsache, daß die Werte nach der Methode ROGERS höher sind als die Werte nach der Nullpunktmethode [Planta (Berl.) **37**, 582]. Bei den ROGERSschen Versuchen konnte nämlich fortgesetzt Wasserdampf in die Atmosphäre entweichen und das Gefälle sich nach der Tonzelle hin steiler verschieben, derart, daß durch einen geringen Mehraustritt von Wasser aus der Zelle am Manometer ein höherer Unterdruck angezeigt wurde. Wenige Kubikzentimeter können schon eine große Niveaudifferenz der Hg-Menisken bewirken, und bei der geringen Genauigkeit der ROGERSschen Methode (es mußten mehrere Kilogramm gewogen werden) ist es sogar möglich, daß ein geringeres Gesamtgewicht der Apparatur von einigen Gramm nicht mehr registriert wurde.

Die Gefällebildung erklärt ferner, daß Austrocknungs- und Anfeuchtungswerte stark differieren (z. B. um 20 cm Hg, S. 576).

Die immer wieder diskutierte Hysterese ist mindestens zum Teil der Gefällebildung zuzuschreiben.

Auch die Beobachtung, daß das Quecksilber in einem Versuch bei Erhöhung der „Saugkraft" unter den ursprünglichen Gleichgewichtswert sank, findet ihre Erklärung durch die Tatsache, daß in diesem Fall die Menisken zurückgesaugt worden sein können und sich die Niveaudifferenz dadurch verringerte (S. 581).

D. Feuchteaustausch und Wurzelwachstum als Faktoren der pflanzlichen Wasserversorgung.

I. Der Feuchteaustausch im Boden und seine physiologische Bedeutung.

1. Die Wasserbewegung im Boden.

Bei den Tensiometerexperimenten stellt sich das Gleichgewicht sehr langsam ein, obwohl nur relativ geringe Wassermengen beteiligt sind. Dies lenkte die Aufmerksamkeit auf den Feuchteaustausch im Boden an sich und legte die Frage nahe, ob wohl der Feuchteaustausch zwischen verschieden feuchten Bodenteilen mit ähnlicher Langsamkeit vonstatten geht. Daß dies tatsächlich der Fall ist, zeigen folgende einfache Versuche.

a) Reagensglasversuch. Man füllt in ein Reagensglas unter Andrücken bis zu einer Marke feuchten und darüber trockenen Boden und verschließt mit einem durchbohrten Gummistopfen. Die zwischen den beiden Bodenpartien bei genügend großem Feuchteunterschied deutliche

Grenze wird mit Fettstift rund um das Reagensglas markiert. Sie verschiebt sich besonders bei dem grobkörnigen Rheinsand erstaunlicherweise kaum und war in unserem Versuch noch nach Monaten deutlich. War die untere Schicht bis zur Marke wassergesättigt, die darüber eingefüllte anfangs lufttrocken, dann entwickelte sich im Laufe der Zeit eine breitere, aber gut wahrnehmbare Übergangszone.

Tabelle 9. *Feuchtezonierung nach 2 Jahren im Reagensglasversuch.*
(Wassergehalt in % Trockengewicht.)

		Feuchte Schicht bis Marke (Text)	Übergangs-schicht	Trockene Schicht
1.	Rheinsand	9,7	—	3,5
2.	Lehm	11,8	—	4,7
3.	Lehm	11,5	7,3	5,5
4.	Sand	5,3	3,2	2,8
5.	Sand	5,3	3,5	3,4

Noch nach 2 Jahren war die Grenze sichtbar und die Feuchtebestimmung für die beiden Partien ergab deutliche Unterschiede (Tabelle 9).

b) Glasrohrversuch. Ein Glasrohr von 1,5 cm Durchmesser und 15 cm Länge wurde mit dem zu untersuchenden Boden gefüllt, auf beiden Seiten mit einem durchbohrten Gummistopfen verschlossen, nachdem mit einer Pipette Wasser z. B. 3 cm³ auf einer Seite aufgegeben war. Nach 10 Tagen wurde das Rohr mit dem Boden in 4 Teile zerlegt und dessen Wassergehalt bestimmt (Ausgangswassergehalt $\sim 1\%$).

Tabelle 10. *Feuchtegefälle im erdgefüllten Glasrohr.*
(10 Tage nachdem bei 0 cm 3 cm³ Wasser zugesetzt worden waren.)

0—2,2 cm	2,2—6,7 cm	6,7—11 cm	11—15 cm
24%	13%	6,2%	1,2%

Das Feuchtegefälle war hier nicht so steil wie bei dem Reagensglasversuch. Waren dort zwei von vornherein verschieden feuchte Bodenschichten aufeinandergestoßen, so wurde hier in einer zunächst gleichmäßig feuchten Schicht ein Teil mit Wasser übersättigt. Für den Überschuß gab es daher alle Möglichkeiten der Ausbreitung: Gravitation, capillare Saugwirkung der Bodenhohlräume und Adsorption an der Oberfläche der Bodenteilchen. Gerade deshalb ist das noch immer große Gefälle auf einer 15 cm langen Strecke besonders beachtenswert. Es zeigt, daß die bei den Tensiometeruntersuchungen entwickelten Vorstellungen über die Wasserbewegung beim capillaren Aufstieg allgemein auf die Wasserbewegung im Boden anwendbar sind, wobei natürlich die relative Richtung der Gravitation zu berücksichtigen ist.

c) Röhrchenversuche. Durch Kombination der beiden beschriebenen Methoden sollte geklärt werden, wie sich das Gefälle entwickelt, wenn verschieden feuchte Bodenpartien sich berühren. Diese Frage ist offensichtlich für den Wassernachschub zur Wurzel wichtig. In der Tat stellte sich je nach Bodenart und Wassergehalt ein mehr oder weniger

steiles Feuchtegefälle ein, das sich selbst im Laufe langer Zeit kaum änderte, obwohl der durch Temperaturschwankungen bedingte Luftmassenaustausch kaum behindert war.

1 cm weite und 15 cm lange Glasröhrchen wurden von 0—4 cm mit feuchter und von 4—15 cm mit trockener Erde gefüllt. Von jeder Wassergehaltsstufe waren genügend große gut durchmischte Proben bereitgestellt worden, so daß jede Kombination vierfach angesetzt werden konnte. Die Röhrchen wurden bei den ersten Versuchsserien mit durchbohrten und mit Glascapillaren versehenen Gummistopfen verschlossen. Später benutzten wir in verschiedenen Serien als Verschluß Gaze, Watte, durchbohrte Gummistopfen ohne Capillare usw., und stellten so sicher, daß die Art des Verschlusses keinen wesentlichen Einfluß auf das Versuchsergebnis hatte. In einem Zimmer mit nicht zu großen Temperaturschwankungen blieben die Röhren liegen. Nach mehreren Wochen zerschnitten wir sie in 2 cm lange Stücke, die sofort einzeln gewogen und darauf getrocknet wurden.

Drei willkürlich herausgegriffene Beispiele gibt die Abb. 13. Der Versuch begann am 1. 9. 51 und dauerte bis zum 16. 1. 52. Die Versuchserde war in diesem Fall Kompost; der

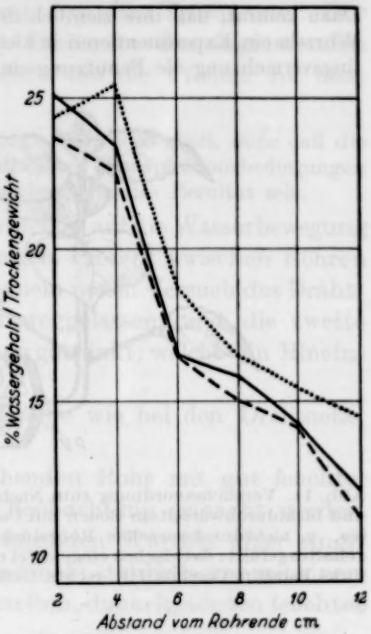

Abb. 13. Feuchtegefälle in erdgefüllten waagrechten Glasröhren. 3 willkürlich herausgegriffene Beispiele.

Tabelle 11. *Verdunstungsverlust von erdgefüllten Röhrchen während der Versuchsdauer.*

Röhrchen Nr.	Gewichtsverlust
4	0,42 g
3a	0,26 g
6	2,3 g

Wassergehalt des feuchten Teiles betrug zu Beginn 42%, der des trockenen Teiles 8,7% des Trockengewichtes.

Das Gefälle kommt in der Abb. 13 deutlich zum Ausdruck. Der Verdunstungsverlust wurde für 3 Beispiele errechnet (Tabelle 11).

Bei 6 erlaubte der Gazeverschluß auf beiden Seiten des Röhrchens besonders starke Verdunstung (2,3 g ≈ 7 % Wasser / Trockengewicht).

An einen Feuchteausgleich im Sinne einer Nivellierung kann, das zeigt auch dieser Versuch, auf keinen Fall gedacht werden. Berücksichtigt man die lange Versuchsdauer von 127 Tagen und den verhältnismäßig hohen Wassergehalt des feuchten Teiles, dann gewinnt man eine Vorstellung von der Langsamkeit der Feuchtebewegung im Boden[1].

[1] Die Rolle, die der Luftmassenwechsel beim Feuchtetransport im Boden spielt, soll hier zunächst vernachlässigt bleiben.

2. Das Feuchtegefälle um die Wurzel.

Die vorstehenden Ergebnisse lassen stark vermuten, daß der transpirierenden Pflanze das im Boden nachströmende Wasser nicht genügen kann. Um dies im Versuch zu prüfen, war es notwendig, die Wurzeln einer Pflanze auf einen begrenzten Bodenteil zu beschränken.

Coleus shirensis ist dazu eine geeignete Versuchspflanze, weil sie mit großen Blattflächen stark transpiriert, ohne allzu empfindlich gegen Austrocknen zu sein. Dazu kommt, daß ihre ziemlich dicken, aber räumlich nicht sehr ausgedehnten Wurzeln ein Experimentieren in kleinen Gefäßen begünstigt und die leichte Stecklingsvermehrung die Benutzung einheitlicher Klone erlaubt.

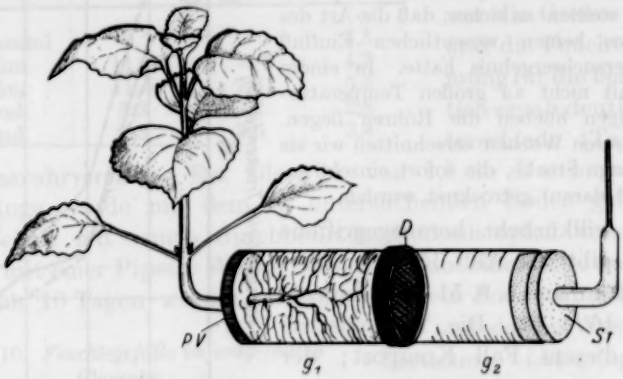

Abb. 14. Versuchsanordnung zum Nachweis des Feuchtegefälles zwischen durchwurzeltem und nichtdurchwurzeltem Boden mit *Coleus shirensis* als Versuchspflanze. g_1 Durchwurzeltes, g_2 nichtdurchwurzeltes Rohrstück, beide mit Kompost-Lauberde gleichen Wassergehaltes gefüllt; dazwischen eingekittet ein engmaschiges Drahtnetz *D*, Verdunstungsschutz links Paraffin-Vaseline *PV*, rechts Gummistopfen mit Capillarrohr *St*. (Nach STOCKER u. KAUSCH.)

Zur Begrenzung des durchwurzelten Bezirks war eine Sperre zu errichten, welche einerseits für die Wurzel nicht passierbar war, andererseits aber dem Wasser freien Durchtritt erlaubte. Müller-Gaze 25 und Nylon wurden durchwachsen, engmaschiges Gewebe aus Kupferbronze erwies sich als brauchbar. Die Versuchsanordnung, die die Pflanze nicht zu weit von den natürlichen Verhältnissen entfernen sollte, wurde mehrfach variiert.

Tabelle 12. *Feuchte im durchwurzelten und nichtdurchwurzelten Boden.* % Wasser/Trockengewicht.

Durchwachsene Zone		Nichtdurchwachsen, Abstand von der Sperre			
		0—2 cm	2—4 cm	4—6 cm	6—8 cm
a	12,2	23,6	25,1	25,2	26,2
b	12,1	21,8	25,4	24,5	25,7
c	8,9	22,8	25,4	24,1	24,2
d	10,8	23,3	25,2	25,1	26,3

Coleus shirensis, a b Wurzelsperre durch IES, c d durch Drahtnetz.

Die zuletzt entwickelte Form der Versuchsanordnung ergibt sich aus Abb. 14 (Stocker u. Kausch 1952). Nach dem Welken der Pflanzen wurde der Wassergehalt der durchwurzelten und nichtdurchwurzelten Bodenbereiche festgestellt, wobei sich ein beträchtlicher Unterschied herausstellte. Ein Feuchtegefälle konnte in dem wurzelfreien Teil nicht gefunden werden. Wir haben hier also vom durchwurzelten zum nichtdurchwurzelten Bodenteil einen *Feuchtesprung* gefunden, der aus ähnlichen Gründen entsteht, wie der Feuchtesprung beim Tensiometer. Der Nachschub aus dem noch sehr feuchten Boden zu den angrenzenden Wurzeln genügt, wie oben vermutet, nicht um die Pflanze vor dem Welken zu bewahren.

Der Versuch wurde mit je 12 Pflanzen einige Male wiederholt, ohne daß die Ergebnisse sich geändert hätten. Da jedesmal andere Transpirationsbedingungen herrschten, können diese nicht sehr ausschlaggebend für das Resultat sein.

Da die Prüfung der Wirkung des Drahtnetzes auf die Wasserbewegung immerhin eine leichte Differenz von einigen Prozent zwischen Röhren mit und ohne Drahtnetz ergab, wurde in einem neuen Versuch das Drahtnetz zwischen den beiden Rohrstücken weggelassen, und die zweite Abteilung mit 0,5%iger Heteroauxinlösung getränkt, welche ein Hineinwachsen der Wurzeln verhinderte.

Das Ergebnis ist im wesentlichen dasselbe wie bei den Drahtnetzröhrchenversuchen.

In einem 1 m langen senkrecht stehenden Rohr mit gut feuchter Kompost-Lauberde konnte die gleiche Beobachtung gemacht werden. Die im Bereich der gleichmäßig vordringenden Wurzeln einer eingepflanzten Coleuspflanze hellgetönte (abgetrocknete) Erde war mit einem kurzen Übergang von der nichtdurchwurzelten, dunkelgetönten feuchten auffällig unterschieden.

Diskussion der Versuche. Die Wurzeln beuten also den Boden in ihrem Bereich bis zur Erschöpfung seiner Wasservorräte aus, während der Nachschub aus nichtdurchwachsenen Partien schon bei einem ziemlich hohen Wassergehalt versiegt. Ein Nachströmen von Wasser aus umliegenden Bodenpartien wird praktisch unmöglich, weil sich um die Wurzeln der transpirierenden Pflanze herum ein steiles Feuchtegefälle einstellt. *Die Nachleitung ist damit für die pflanzliche Wasserversorgung der im allgemeinen entscheidend begrenzende Faktor.*

Mit einer im Prinzip ähnlichen Versuchsanordnung hat, wie mir erst nach Abschluß meiner Versuche bekannt wurde, Sekera gearbeitet (1938). In Transpirationsversuchen verfolgte er den Wassergehalt von in Bechergläsern dem Kulturgefäß aufsitzenden Erdproben, ohne aber den Wassergehalt zwischen den Wurzeln der Pflanzen zu beobachten. Da der Steilabfall der Transpiration mit dem erreichten kritischen Wassergehalt (Gradmann) in den Bechergläsern zusammenfällt, sieht

er diesen als eine dynamische Bodenkonstante an. Soweit kann man ihm beipflichten. Seine Auffassung aber, daß die Pflanzenwurzeln das Bodenwasser überhaupt nur bis zum kritischen Wassergehalt nutzen könnten, widerspricht sowohl den Befunden über den Welkungskoeffizienten (z. B. RICHARDS 1943, 1947, VEIHMEYER u. HENDRIKSON 1949), als auch unseren Versuchsergebnissen. Der durchwurzelte Boden wird bis weit unter den kritischen Wassergehalt genutzt. Die folgende Gegenüberstellung veranschaulicht die Wassergehaltsdifferenzen von verschieden stark ausgenütztem Boden.

Tabelle 13. *Bodenwassergehalte bei verschieden starker Ausnützung durch die Pflanze.*

1.	Kritischer Wassergehalt (nach GRADMANN-SEKERA) der Kompost-Lauberde	25%
2.	Wassergehalt von gut durchwurzeltem Boden bei Eintritt starken Welkens	10%
3.	Wassergehalt vor Abwurf des letzten Blattpaares	4%

% Wasser / Trockengewicht (Durchschnittswerte aus vielen Bestimmungen.)

Die Pflanzen (*Coleus shirensis*) wurden für diese Versuche im feuchten Vermehrungsgewächshaus aufgestellt. Der Welkevorgang war dadurch abgemildert; die Blätter wurden dabei von unten nach oben allmählich abgeworfen. Der Wassergehalt im Wurzelraum wurde zunächst beim Eintritt starken Welkens und später vor Abwurf des letzten Blattpaares bestimmt.

Ein Grund für die außerordentlich scharfe Gefällebildung in dem Coleus-Röhrchenversuch der Abb. 14 ist zweifellos in den Versuchsbedingungen, d. h. dem beschränkten Wurzelbereich und der dadurch beschränkten Nachleitfläche zu sehen. Hier wird die Bedeutung der reichen Verzweigung und feinen Aufgliederung und damit Oberflächenvergrößerung des Wurzelsystems am natürlichen Standort offensichtlich. Da die Gefällebildung aber bereits um die einzelne Wurzel herum auftritt, wie ein eigener hier nicht näher beschriebener Versuch wahrscheinlich macht, und die Nachleitströmung unterhalb des kritischen Wassergehaltes höchstens millimeterweise vor sich geht (S. 231), kann die größere Nachleitfläche auch am natürlichen Standort für den Wassernachschub noch nicht genügen.

II. Das Wurzelwachstum als aktiver Faktor bei der Erschließung des Bodenwassers.

1. Reaktionen des Wurzelwachstums auf die Bodenfeuchte.

Bei Betrachtung der Dynamik der Wasseraufnahme durch die Pflanze darf nicht übersehen werden, daß das Wurzelsystem kein statisches Gebilde ist. *Die Wurzeln sind lebende Organe, die fortgesetzt neu entstehen und wachsen.*

Über die Bedeutung der Ausbreitungsmöglichkeit des Wurzelwerkes gaben schon unsere Versuche, in denen die Wurzeln durch Drahtnetze am Weiterwachsen gehindert wurden, einigen Aufschluß. Es kam dabei vor, daß es den Wurzeln gelang, das Hindernis zu durchwachsen, besonders bei der Sonnenblume, die sehr dünne Wurzeln hat. Dabei trat dann kein Welken ein. Es konnte weiterhin beob-

achtet werden, daß das Durchwachsen des Hindernisses vielfach erst dann einsetzte, wenn der durchwurzelte Bodenraum am Austrocknen war. Umgekehrt war in den Gefäßen mit sehr schlechter Durchwurzelung beim Welken noch ein verhältnismäßig hoher Wassergehalt zu finden. Ähnliche Beobachtungen hat auch GRADMANN (1932) gemacht.

Die Wachstumsgeschwindigkeit von *Coleus*-Wurzeln in Kulturgefäßen im Gewächshaus wurde in eigenen Versuchen zu etwa 0,8 cm/Tag gemessen. Die Wachstumsgeschwindigkeit von Wurzelhaaren kann noch erheblich größer sein (SCHWARZ 1883). Im Vergleich dazu ist die Geschwindigkeit der Wasserbewegung außerordentlich langsam.

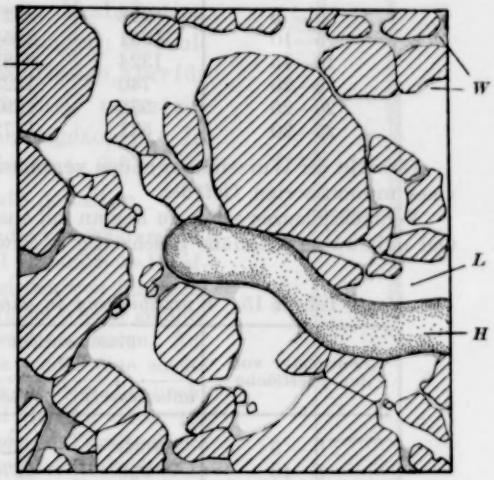

Abb. 15. Wurzelhaar im Hohlraumgefüge des Bodens. *B* Bodenteilchen, Oberfläche mit Adsorptionswasserfilm; *W* Wasser; *H* Wurzelhaar; *L* luftführende Bodenhohlräume.

Diese Beobachtungen drängen zu der Auffassung, daß im wesentlichen nicht das Wasser zur Pflanzenwurzel strömt, sondern umgekehrt die Pflanzenwurzel zum Wasser im Boden hinwächst, indem sie täglich, wenn nicht stündlich, kleinste Räume günstiger Feuchte aufspürt und ausbeutet. *Wir müssen annehmen, daß das einzelne Wurzelhaar engste Bezirke in ihrem Wasservorrat erschöpft* (Abbildung 15). Darauf deuten auch zahlreiche Daten der Literatur (SCHWARZ 1883, SACHS 1892, ROTMISTROFF 1926, GRADMANN 1932, STOCKER 1930, SEKERA 1938, WALTER 1938, KRAMER 1940, besonders auch NITZSCH 1937 und LAATSCH 1944). Die folgenden eigenen Experimente sollen zur exakten Begründung und Analyse dieser Vorstellung führen.

In mehreren Serien wurden *Coleus-*, *Helianthus-* und *Vicia*-Pflanzen in Meßzylinder von 500 cm³ eingepflanzt. Die Kompost-Lauberde bei Coleus und die Komposterde bei Helianthus und Vicia wurde vor Beginn des Versuches gut durchfeuchtet. Nachdem sie ohne weitere Wasserzugabe bis zum Grunde durchwurzelt war, wurde bei der einen Hälfte der Gefäße die Wurzelmasse gewichtsmäßig bestimmt, bei der anderen die oberste Bodenschicht erneut bewässert.

Zur Auswertung der Gefäße wurde die Erde von der Oberkante her in Schichten von 5 cm Dicke samt Wurzeln aus dem Meßzylinder ausgehoben und in Porzellanschalen übertragen. Die einzelnen Portionen wurden in einem Sieb von 1 mm² Maschenweite gesiebt, die feinen Haarwurzeln aus dem Durchwurf ausgelesen, der Wurzelrückstand im Sieb unter fließendem Wasser ausgewaschen, wiederholt

in wassergefüllte Porzellanschalen übertragen und nach und nach von Verunreinigungen befreit. Sodann wurden Frisch- und Trockengewicht der zwischen Filtrierpapier abgetrockneten Wurzelfraktionen bestimmt.

Tabelle 14. *Wurzelbildung in wiederdurchfeuchtetem Boden.*

Zentimeter von der Oberfläche	Frischgewicht mg		Trockengewicht mg	
	unbewässert	bewässert	unbewässert	bewässert
0— 5	928	2227	149	302
5—10	1851	2858	210	274
10—15	1324	2382	126	230
15—20	740	1223	65	127
20—25	532	1293	52	132
25—30	531	1172	48	91

Gewicht der Wurzelmasse in den verschiedenen Tiefen je eines bewässerten und eines unbewässerten Gefäßes.

Versuchspflanzen schon zu Beginn mit ausgebildetem Wurzelsystem; bewässerte und unbewässerte Gefäße gleichzeitig ausgewertet.

Tabelle 15. *Wurzelbildung in wiederdurchfeuchtetem Boden.*

Zentimeter von der Oberfläche	Frischgewicht mg		Trockengewicht mg	
	unbewässert	bewässert	unbewässert	bewässert
0— 5	1053	2228	93	204
5—10	999	1270	73	99
10—15	843	780	51	63
15—20	723	824	45	71
20—25	701	845	50	69
25—30	652	901	48	78
30—35	729	1945	55	149

Gewicht der Wurzelmasse in den verschiedenen Tiefen je eines bewässerten und eines unbewässerten Gefäßes.

Versuchspflanzen sind frisch bewurzelte Stecklinge. Unbewässertes Gefäß bei Beginn der Bewässerung ausgewertet, bewässertes nach 3 weiteren Wochen.

In dem so frisch durchfeuchteten Bodenteil bildeten die Pflanzen neue Wurzeln. Wägungen ergaben aber, das die Wurzelmasse nicht nur *hier* gegenüber nichtbewässerten Kontrollversuchen bedeutend zunahm, sondern auch in den tieferen Schichten der bewässerten Zylinder. Durch die Wasserzufuhr an einer Stelle wurde also das Wurzelsystem in seiner Gesamtheit aktiviert. Das wird weiter durch die Beobachtung bewiesen, daß 3 Tage nach der Bewässerung in der trockenen Schicht zu gleicher Zeit wie in der bewässerten zahlreiche neue Seitenwurzeln austreiben.

Es besteht die Möglichkeit, daß die Aktivierung durch Feuchtigkeit unterstützt wird, die infolge Luftmassenwechsel und Kondensation in den trockenen Bodenteil gelangte. Hiermit wird ein ganzer Fragenkreis angeschnitten, dessen Prüfung vorläufig zurückgestellt sein soll.

Die Wachstumsaktivität kommt ebenfalls in Versuchen zum Ausdruck, in denen *Coleus-*, *Helianthus-* und *Vicia*-Pflanzen in feuchte Erde in 120 cm lange Glasröhren von 4 cm Durchmesser eingepflanzt waren. Unter Ausbeutung der Bodenfeuchtigkeit drangen die Wurzeln immer tiefer in die Röhren hinab, bis sie schließlich das untere Ende erreichten. Gleichzeitig war der Wasservorrat in der Röhre erschöpft. Die Frage, ob sich die Wurzeln in ihrer Ausbreitung beeinflussen lassen, wenn man das von ihnen verbrauchte Wasser fortlaufend ersetzt, wurde in einer Modifikation eines WEAVERschen Versuchs angegangen: In Kulturgefäßen, die durch wasserundurchlässige, aber für Wurzeln passierbare Paraffindecken unterteilt waren, wurden Haferpflanzen herangezogen. In einem Teil der Gefäße wurden bestimmte Schichten fortgesetzt bei guter Bodenfeuchte gehalten.

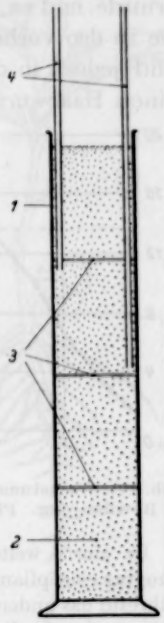

Abb. 16. Versuchanordnung zur Prüfung des Einflusses der Bewässerung auf das Wurzelwachstum. *1* Meßzylinder; *2* Erde; *3* Paraffindecken; *4* Glasröhren.

Als Kulturgefäße dienten Meßzylinder von 2000 cm^3 Inhalt, die etwa 8 cm Durchmesser haben. 1—2 mm dicke Paraffin-Vaselinedecken wurden durch Aufgießen von flüssigem Paraffin-Vaselinegemisch auf mit warmem Wasser gefüllte Bechergläser gewonnen, die anschließend erkalteten. Auf jede eingefüllte Schicht feuchter Erde wurde eine solche Paraffindecke gedeckt. Ihr Rand wurde mit dem Glas nochmals durch Paraffin verbunden. Bei Gefäß 2 (Abb. 16) wurden in die zweite Abteilung durch die Paraffindecke hindurch nahe und parallel der Wand des Meßzylinders 2 Glasröhren gegenständig gesteckt (Durchmesser 8 mm), und zwar so, daß eine davon nur wenig ($\sim$ 1 cm), die andere dagegen weit in die Schicht reichte. Hierdurch wurde Bewässerung und Entlüftung möglich.

Die angekeimten Haferkörner (10 Stück je Gefäß) wurden am 6. 6. in die oberste Schicht eingelegt. Die Pflanzen durchwurzelten dieselbe gleichmäßig und drangen in die zweite Schicht vor (16. 6.), deren Bewässerung darauf begonnen wurde. Dies geschah nach Augenmaß fast täglich, so daß immer ein „Schichtgrundwasser" sichtbar war. Nach 10 Tagen begann in Gefäß 1 die Abtrocknung der 2. Schicht, auch waren hier die Wurzeln bereits in die 3. Schicht eingedrungen, während sie in Gefäß 2 in der 2. Schicht verblieben waren und weiter bis zum Ende des Versuchs (14. 7.) bei starker Verzweigung und reicher Faserwurzelentwicklung verblieben. In Gefäß 1 dagegen drangen die Wurzeln von einer Schicht zur anderen vor, und indem sie dort das Wasser ausnutzten, entwickelte sich eine regelrechte vierteilige Farbskala. Die Erde am Grund des Gefäßes wurde etwa am 9. 7. durchwurzelt.

Das Ergebnis besagt, *daß optimal gehaltene Bodenfeuchte die Ausbreitungsintensität des Wurzelwerks herabsetzt.*

Ein anderer ähnlicher Versuch wurde mit 3 Gefäßen durchgeführt, um den Einfluß der Wachsdecken auf das Wachstum zu prüfen. Es zeigte sich in der Tat

eine Wachstumshemmung durch die Paraffindecken, wobei der Widerstand der Wachsschichten gegenüber den vordringenden Wurzeln, sowie die infolge der Unterteilung ungenügende fast stagnierende Durchlüftung des Bodens eine Rolle gespielt haben mag. Die Abhängigkeit des Wurzelwachstums von der verfügbaren Atemluft, die zweifellos eine große Rolle spielt, wurde hier jedoch nicht geprüft.

Wurde die Bewässerung bei vorstehenden Versuchen eingestellt, dann drangen die Wurzeln wie in den Kontrollgefäßen schichtweise bis zum Grunde, und es fanden sich nach dem Welken der Pflanzen sowohl dort wie in den vorher bewässerten Schichten größere Wurzelmassen. Während jedoch in den bewässert gewesenen Schichten ein dichter Filz aus feinen Haarwurzeln vorgefunden wurde, bestand der untere Wurzelballen aus langen geknäuelten Wurzelsträngen von Hauptwurzeln, die bequem auseinanderzunehmen waren.

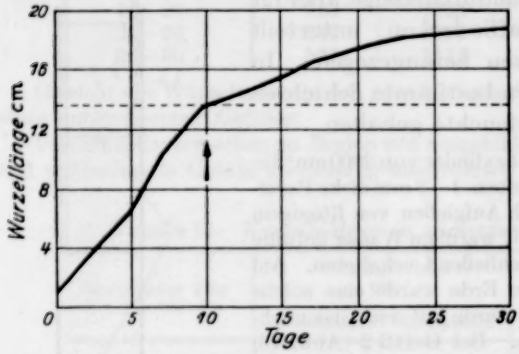

Abb. 17. Wachstumshemmung von *Coleus*-Wurzeln bei Bewässerung. Pfeil: Beginn der Bewässerung.

Der gleiche Versuch mit *Coleus* als Versuchspflanze führte zu ähnlichem Ergebnis. Die mit der Bewässerung einsetzende Verlangsamung des Wurzellängenwachstums von *Coleus* zeigt Abb. 17.

In einem weiteren Versuch wurde je 1 junge Coleuspflanze in ein großes Akuglas eingepflanzt. Das eine Gefäß wurde regelmäßig jeden Tag weiter bewässert, während das andere sich selbst überlassen blieb. In letzterem drangen die Wurzeln weit rascher in die Tiefe und verzweigten sich bei weitem nicht so stark als im ersten, in dem sich ein dicht durchfilzter Wurzelhorizont ausbildete, unter den hinunter nur wenige stärkere Wurzeln reichten.

2. Die Optimumkurve des Wurzelwachstums.

Aus der gefundenen Förderung des Längenwachstums der Wurzeln bei Entwässerung und seiner Hemmung bei Bewässerung kann auf eine *Optimumkurve des Längenwachstums in Abhängigkeit vom Wassergehalt des Bodens* geschlossen werden. Zum anderen deutet die bei Hemmung des Längenwachstums zu beobachtende Förderung der Wurzelverzweigung auf einen *Antagonismus* der beiden Vorgänge.

Beide Annahmen wurden experimentell geprüft. Da bei Kulturversuchen mit *Vicia faba* in Erde gewisse Schwierigkeiten auftraten, welche die Reproduktion der Ergebnisse beeinträchtigten, wurden auch Kulturen in Rohrzuckerlösungen verschiedener Konzentrationsstufen herangezogen, in welchen die Saugkraft der Lösung an Stelle der des Bodens trat.

Angekeimte Samen von Vicia faba wurden in Bechergläser von 150 cm³ in Komposterde verschiedenen Wassergehaltes gepflanzt. Eine aufgelegte Grobsandschicht verminderte die reine Bodenverdunstung. Die Auswertung nach 5 Tagen ergab eine nach dem Wassergehalt abgestufte Länge der Keimwurzel mit einem Optimum im trockeneren Bereich. Zahl und Länge der Seitenwurzeln dagegen hatten im Feuchtesten ihr Maximum. Die Grundtendenz war also bei den Erdkulturen sichtbar: Förderung des Wurzellängenwachstums im trockeneren Bereich und gesteigerte Seitenwurzelbildung bei höheren Feuchtigkeiten.

Als Versuchsgefäße für die Lösungskulturen dienten 500 cm³-Meßzylinder. In ihre Mündungen wurden mit 3 Löchern versehene Korkstopfen eingepaßt. Durch das erste der Löcher wurde das Luftzuführungsrohr, durch das zweite die Wurzel der Pflanze eingeführt, während das dritte mit einem Rohraufsatz der Entlüftung diente. Als Belüftungsfritten wurden Glasfiltertrichter 3 G 2 von Schott benutzt. Sie wurden zu je 3 mittels T-Stücken und Schlauchverbindungen zusammengeführt nnd an eine kleine Membranluftpumpe angeschlossen. Die Stärke des Luftstromes konnte für jede Fritte an einem Quetschhahn vor dem Zuführungsrohr geregelt und so die Belüftung der Gefäße abgeglichen werden. Als Versuchspflanze diente ebenfalls *Vicia faba* (Abb. 18). Je etwa 20 Samen wurden angekeimt und dann 6 in der Wurzellänge (z. B. 3,5 cm) am besten übereinstimmende Keimpflanzen ausgesucht und auf die 6 Versuchsgefäße verteilt; ihre Wurzeln wurden durch die Öffnung im Korken hindurchgesteckt und mit paraffinierter Watte so umgeben, daß die Samen auf dem Korken aufsaßen. Die Gefäße waren vorher bis dicht unter den Korken mit abgestuften Rohrzucker- bzw. NaCl-Lösungen gefüllt worden.

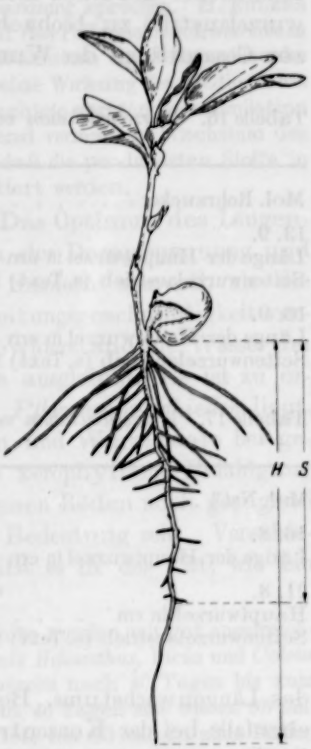

Abb. 18. *Vicia faba*. Pflanze nach ~ 14 Tagen, Kultur in Wasser, Saugkraft 0 (August 1951); Wurzelsystem vereinfacht; *H* Hauptwurzel; *S* Seitenwurzelaustrieb.

Schon im ersten Versuch vom 30. 7. bis 3. 8. ergab sich eine deutliche Abhängigkeit des Wurzelwachstums von der Konzentration der Lösung. Das Längenwachstum war am stärksten bei 0,25 mol. Lösung mit der Saugkraft 6,7 Atm., die Seitenwurzelentwicklung dagegen am reichlichsten in destilliertem Wasser mit der Saugkraft 0. In 0,5 und 1 mol. war das Wachstum von Anfang an deutlich gehemmt und es traten Schädigungen vor allem am Wurzelhals auf. Bei 2 mol. verkümmerte die Wurzel sofort. In weiteren Versuchen wurde deshalb als höchste Rohrzuckerkonzentration 0,5 mol. benutzt. Bei NaCl trat Schädigung in 0,4 und 0,3 mol.-Lösung bereits nach einem Tag ein. Bei 0,2 mol. war das Wachstum sehr stark gehemmt, während in 0,1 mol.-Lösung = 4,33 Atm.

Saugkraft das Optimum des Längenwachstums lag. Eine stärkere Abstufung der Lösungen hätte wahrscheinlich eine bessere Annäherung an den Rohrzuckerversuch ergeben.

Das Optimum der Seitenwurzelbildung liegt in allen Kulturlösungen nahe der Konzentration 0. Beispiele geben die Tabellen 16 und 17 für Rohrzucker und NaCl. Die Strecke der Hauptwurzel, an welcher Seitenwurzelaustritt zu beobachten ist, veranschaulicht in ihrem Verhältnis zur Gesamtlänge der Wurzel gut das „Vorlaufen" oder Zurückbleiben

Tabelle 16. *Wurzelwachstum von Vicia faba in Abhängigkeit von der Konzentration der Kulturlösung.*

Mol. Rohrzucker	0	0,06	0,125	0,25	0,375	0,5
13. 9.						
Länge der Hauptwurzel in cm . . .	8	15	14	16	11	5
Seitenwurzelaustrieb (s. Text) in cm	5	8	5,5	6	4	—
16. 9.						
Länge der Hauptwurzel in cm . . .	8,5	15	16	17	12	5
Seitenwurzelaustrieb (s. Text) in cm	5	8	5,5	6	5	—

Tabelle 17. *Wurzelwachstum von Vicia faba in Abhängigkeit von der Konzentration der Kulturlösung.*

Mol. NaCl	0	0,05	0,1	0,2	0,3	0,4
16. 8.						
Länge der Hauptwurzel in cm . . .	5	6	5	6	6	6
21. 8.						
Hauptwurzel in cm	11	9,5	13,0	6,5	5,5	6
Seitenwurzelaustrieb (s. Text) in cm	4,5	6,5	4	—	—	—

des Längenwachstums. Beiläufig bemerkt sei, daß das Sproßwachstum ebenfalls bei der Konzentration 0 sein Optimum hat.

Über die Ursachen der Fähigkeit der Wurzel, auf verminderte Dampfspannung mit erhöhtem Längenwachstum zu reagieren, können vorläufig nur Vermutungen geäußert werden. Ein Einfluß auf die Streckungsphase der Zellmembran scheint möglich. Die Korrelationserscheinung zwischen Längenwachstum und Seitenwurzelbildung wird auf dem Wuchsstoffsystem beruhen. Die größere Heteroauxinproduktion durch die stärker wachsende Hauptwurzel könnte das Austreiben von Seitenwurzeln hemmen. Darauf deutet der Umstand, daß bei Ausfall des Vegetationskegels der Hauptwurzel alle bereits angelegten Seitenwurzeln stark auswachsen.

WALTER (1950) fand in einem ähnlichen Kulturversuch mit Erbsen in Rohrzuckerlösungen ein Wachstumsoptimum bei ebenfalls 6,7 Atm. Er erklärt das Optimum so, daß die Wurzeln aus der Rohrzuckerlösung den Zucker niedriger Konzentration als Nährstoff verwerten und deshalb in diesem Bereich besser

wachsen, in höherem aber entscheidend osmotisch gehemmt werden. Das Optimum liegt aber bei Kultur in NaCl-Lösung bei annähernd gleicher Saugkraft und NaCl wird sicher nicht als Nährstoff verwertet. Gegen die Nährstofftheorie spricht außerdem die Tatsache, daß auch dem Sproß in diesem Falle das Plus zugute kommen müßte. Dieser bleibt jedoch im wurzelfördernden Bereich erheblich zurück. Die verschiedene Reaktion von Wurzel und Sproß macht eine Nährstoffwirkung unwahrscheinlich. Demgegenüber kann auf Arbeiten hingewiesen werden, die für eine Auswirkung der erniedrigten Dampfspannung sprechen. H. Ehlers (1951) befaßt sich mit dem Einfluß von Lösungen auf das Pollenschlauchwachstum und kommt zu dem Ergebnis, daß das verstärkte Wachstum der Pollenschläuche mancher Pflanzen in Lösungen jedenfalls nicht auf eine Wirkung des Mediums als Nährstoff zurückzuführen ist. Simonis (1948) beobachtete verstärkte Assimilation bei austrocknendem Boden, ohne daß er entsprechend vermehrtes Wachstum des Sprosses bemerken konnte, was darauf hindeutet, daß die produzierten Stoffe in die zum Wachsen „gezwungene" Wurzel transportiert werden.

Physiologische Bedeutung des Optimums. Das Optimum des Längenwachstums der Wurzel in Abhängigkeit von der Dampfspannung und damit der Saugkraft erscheint ökologisch insofern sinnvoll, als die Wurzel in austrocknendem Boden ihre Ausbreitungsgeschwindigkeit vermehrt und damit den steigenden Nachschubwiderstand für Wasser im Boden durch Vergrößerung ihrer Oberfläche ausgleicht. Es ist zu erwarten, daß das *Optimum bei verschiedenen Pflanzen verschieden* liegt. Die Wachstumsmöglichkeit der Saugwurzeln und Wurzelhaare bei geringer Dampfspannung könnte dann für die xerophytische Befähigung einer Art, d. h. für die Möglichkeit in trockenen Böden noch genügend Wasser zu erschließen, von entscheidender Bedeutung sein. Verschiedene Wurzelwachstumsgeschwindigkeiten gibt es in der Tat, wie ein Vorversuch gezeigt hat.

3 Glasröhren von 120 cm Länge und 4 cm Weite wurden mit gut angefeuchteter Erde gefüllt und ohne weitere Bewässerung mit *Helianthus*, *Vicia* und *Coleus* bepflanzt. Die Wurzeln von Helianthus waren bereits nach 40 Tagen bis zum Grunde des Rohres vorgedrungen, die von *Vicia* in 46 Tagen erst bis zu 95 cm. Coleuswurzeln erreichten in 130 Tagen nur eine Tiefe von 80 cm. In allen Fällen wurde der durchwurzelte Teil mehr oder weniger trocken gesaugt, während die Wurzeln weiter in das feuchte Erdreich vordrangen. Wenn die verschieden rasche Trockensaugung eine Folge verschiedener Transpiration der Versuchspflanzen wäre, so würde die Wurzellänge unter den Versuchsbedingungen einfach eine Folge des verschiedenen Wasserumsatzes der 3 Arten sein können, und es wäre über eine konstitutionelle Verschiedenheit des Wurzelwachstums in diesem Versuch nichts ausgesagt. Leider liegen darüber noch keine Untersuchungen vor.

Theoretisch muß gefolgert werden, daß stärkeres Wurzelwachstum bei sonst gleichen Bodenbedingungen höheren Wasserverbrauch ermöglicht. Stärkeres Wurzelwachstum in trockenem Boden wäre ein ideales Hilfsmittel der Xerophyten zur Gewinnung des nötigen Wassers. Die hohen Saugkräfte mancher Xerophyten wären dann auch von diesem Blickpunkt aus zu verstehen. Diese Pflanzen könnten samt ihren Wurzeln *bei höheren Konzentrationen des Zellinnern funktionsfähig* sein,

und die durch den höheren osmotischen Druck bedingte höhere statische Saugkraft[1] würde bei der Nutzung des Bodenwassers erst in zweiter Linie wirksam sein.

E. Eingliederung der Ergebnisse in ein allgemeines Schema der pflanzlichen Wasserversorgung.

Nach dem von H. GRADMANN (1928) ausgesprochenen Grundgedanken ist die *Pflanze* in das Dampfdruckgefälle *zwischen Boden und Atmosphäre* eingeschaltet; ihre Wasserversorgung funktioniert thermodynamisch deshalb, weil die Pflanze gegenüber dem Boden dem Wasser den weniger widerstandsbelasteten Weg bietet, so daß dieses statt direkt aus dem Boden in die Atmosphäre zu verdunsten den „Umweg" über die Pflanze nimmt. Diese Betrachtung setzt aber erst da an, wo das Bodenwasser bereits mit der Wurzel in Berührung ist. Die Vorstellung, daß es dahin leicht „nachströme", hat sich jedoch nur für sehr feuchte Böden als richtig erwiesen. Waren schon früher Vermutungen geäußert und Hinweise dafür gegeben worden, daß *Nachleitschwierigkeiten außerhalb der Pflanze* deren Wasserversorgung deutlich beeinflusse (BACHMANN 1927, STOCKER 1928, GRADMANN 1928, 1932, SEKERA 1938, LAATSCH 1944, WALTER 1950), so zeigen die Versuchsergebnisse (Abschnitt C II und D I, 1) dieser Arbeit eindringlich die *Langsamkeit der Wasserbewegung im Boden* unterhalb des kritischen Wassergehaltes. Auf ganz kurze Entfernungen von Zentimeter- und sogar Millimeterlänge stellt sich im Boden ein *steiles Feuchtegefälle* ein, durch das hindurch sich der hohen *Reibungswiderstände* wegen das Wasser praktisch kaum noch bewegt (Abschnitt C II, 2, 3; D I, 1, 2). Dieses „Verhalten" des Wassers im Boden bewahrt es zwar einerseits vor Verdunstung in die meist stark austrocknende Luft, indem die oberflächliche Bodenschicht als Schutzmantel wirkt, verursacht aber andererseits, daß es durch die Wurzeln nur in deren unmittelbarer Umgebung genutzt werden kann (Abschnitt D I, 2). Da die geringe Nachleitfähigkeit der Wurzelumgebung zum begrenzenden Faktor der Wasseraufnahme wird, führt die schwache Überlegenheit der Wurzelsaugkräfte über die Bodensaugkräfte (STOCKER 1930) der Pflanze nur wenig Wasser zu. Auch die außerordentlich starke Vergrößerung der Aufnahmeoberfläche und die Verkürzung des Nachströmweges durch die Wurzelverzweigung, deren große Bedeutung betont werden muß, sind in ihrer Wirkung durch die bei der Wasseraufnahme sofort entstehende nicht nachleitende wasserarme Zone beschränkt, so daß *die Wurzeln den ihnen in ihrer Sphäre zugänglichen Wasservorrat schnell erschöpfen würden, wäre nicht die Pflanze als lebender Organismus tätig.* Das *fortgesetzte Wachstum* ihrer Wurzeln bedeutet neben der Vermehrung ihrer Masse und ihres Raumbereiches als Gegengewicht zu der Masse

[1] Die Sonderprobleme bei den Salzpflanzen bleiben hier noch unberücksichtigt.

der oberirdischen Teile nicht minder wesentlich die *Erschließung* von immer neuen *noch unverbraucht feuchten Bodenbezirken*. Die physiologischen Versuche in Abschnitt D II zeigen, daß diese Erschließung nicht nur so zu verstehen ist, daß die Pflanze mit ihren Wurzeln und Wurzelhaaren *immer weiter um sich greift*, sondern auch bereits durchwachsene

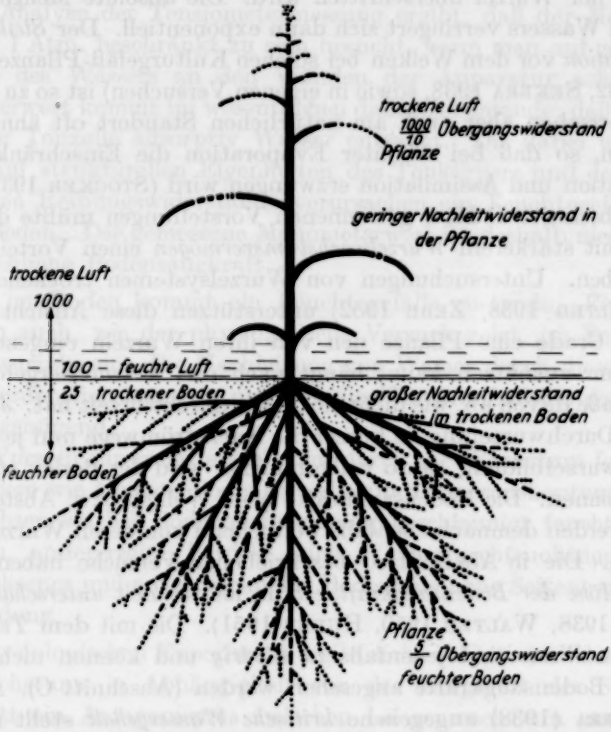

Abb. 19. Schematische Darstellung eines jungen Kormophyten im Saugkraftgefälle Boden-Atmosphäre. Unterbrochene Linien: Zuwachs während einiger Tage. Zahlen: Saugkraft in Atmosphären.

Teile *immer wieder intensiv durchkämmt*. Indem so dauernd neue Wurzelhaare mit feuchten Bodenteilen in Berührung kommen, können die Wurzelsaugkräfte wirksam werden. In dem Schema der Abb. 19, dem das Hydraturschema WALTERS zugrunde liegt, ist neben der *feinen Zerteilung* und *weiten Ausbreitung* des Wurzelsystems auch dessen *fortdauerndes Wachstum* angedeutet. Da das *Wurzellängenwachstum* in Abhängigkeit von der Bodenfeuchte in einer *Optimumkurve* verläuft (Abschnitt D II, 2) beschleunigen die Wurzeln ihr Wachstum bei beginnender Austrocknung des Bodens. Gelangen sie dabei an feuchtere Stellen, so verhalten sie dort, wobei gleichzeitig in vermehrtem Grade Seitenwurzeln gebildet werden (Abschnitt D II, 1).

Diese dynamische Art der Wassernutzung führt dazu, daß bei Kultur in Gefäßen die Pflanze bei Austrocknung eines Bodens ziemlich unvermittelt den normal nutzbaren Wasservorrat erschöpft; denn die Wasserbewegung stagniert auch auf kleinsten Strecken mit fortschreitender Austrocknung, die dann so schnell um sich greift, daß das Wachstumsoptimum der Wurzel überschritten wird. Die absolute Menge des vorhandenen Wassers verringert sich dann exponentiell. Der *Steilabfall der Transpiration* vor dem Welken bei solchen Kulturgefäß-Pflanzen (GRADMANN 1932, SEKERA 1938, sowie in eigenen Versuchen) ist so zu erklären. Sicher herrschen aber auch am natürlichen Standort oft ähnliche Bedingungen, so daß bei erhöhter Evaporation die Einschränkung von Transpiration und Assimilation erzwungen wird (STOCKER 1937). Nach den in Abschnitt D II, 2 gewonnenen Vorstellungen müßte dann eine Pflanze mit stärkerem *Wurzelwachstumsvermögen* einen Vorteil vor anderen haben. Untersuchungen von Wurzelsystemen trockener Standorte (WALTER 1938, ZEBE 1952) unterstützen diese Ansicht. Bis zu welchem Grade eine Pflanze den von ihren Wurzeln eingenommenen Bodenraum ausnützen kann, hängt nach den Versuchsergebnissen in hohem Maße davon ab, wie dicht sie diesen durchwurzelt hat. Je lückenloser die Durchwurzelung, je kürzer die Nachströmwege und je lebhafter die Saugwurzelbildung, desto vollkommener wird der Boden ausgenützt werden können. Die Bodensaugkrätte beim Welken bzw. Absterben der Pflanze werden demnach ebenfalls weitgehend von deren Wurzelzustand abhängen. Die in Abschnitt C beschriebenen Versuche haben gezeigt, daß die *Höhe der Bodensaugkraftwerte* in letzter Zeit *unterschätzt* wurde (SEKERA 1938, WALTER 1950, HUBER 1951). Die mit dem *Tensiometer gemessenen Werte* sind jedenfalls *zu niedrig* und können nicht als die richtigen Bodensaugkräfte angesehen werden (Abschnitt C). Auch der von SEKERA (1938) angegebene *kritische Wassergehalt* stellt nicht die Grenze des für die Pflanze nutzbaren Bodenwassers dar. Die *wirkliche Grenze* wird von einer *Mehrzahl von Bedingungen* des Bodens, der Pflanze und der Atmosphäre bestimmt und ist sicherlich *verschiebbar*, worauf auch die unterschiedlichen Angaben über den *Welkungskoeffizienten* hinweisen (SEKERA 1932, 1938, AALTONEN 1948).

Als allgemein wichtige Ergebnisse sollen zum Schluß noch einmal die sehr langsame Wasserbewegung im Boden, die dadurch falsche Saugkraftanzeige durch das Tensiometer und die aktive Mitwirkung der Pflanzenwurzel bei der Wassernutzung des Bodens herausgestellt werden, wobei der Hinweis nicht versäumt sei, daß zahlreiche Sonderprobleme z. B. bei den Halophyten, den Sumpfpflanzen oder den ausgesprochenen Tiefwurzlern durch vorstehende Darstellung nicht erschöpfend geklärt werden.

Zusammenfassung.

In einer kurzen Übersicht über die Methoden der Bodensaugkraftmessung wird die Verschiedenheit der Meßergebnisse, besonders der sehr niedrigen Tensiometerwerte und der viel höheren Werte der Dampfdruckmethoden, herausgestellt.

Eine Analyse der Tensiometermessung ergibt, daß der Meßbereich nicht auf 1 Atm. beschränkt zu sein braucht, wenn man auf genügende Adhäsion des Wassers an den Wänden der Apparatur achtet. Der Manometerwert kommt im wesentlichen dadurch zustande, daß der Erdboden der Tonzelle adsorptiv Wasser entsaugt. Die dabei wirkenden großen, auf strukturellen Eigenheiten des Tonkörpers und des Bodens beruhenden Reibungswiderstände verursachen ein Feuchtegefälle Tonzelle — Boden. Der gemessene Manometerwert ist deshalb niedriger als die tatsächliche Bodensaugkraft.

Auch im Boden kommt ein Feuchtegefälle zustande. Ein solches stellt sich auch, wie der physiologische Versuch zeigt, im Bereich der Pflanzenwurzeln ein. Die Nachleitung von Wasser durch dieses Gefälle ist außerordentlich langsam und für die Wasseraufnahme der Wurzel völlig ungenügend.

Die Wurzeln ihrerseits erschließen durch ihr Wachstum fortgesetzt neue größere wie kleinste Bodenbereiche zur Wasserausbeutung. Einerseits wachsen sie bei Bodenaustrocknung beschleunigt feuchteren Bezirken zu, andererseits bewirkt eine Wiederdurchfeuchtung bereits durchwachsener und ausgetrockneter Bodenteile neue Seiten- und Saugwurzelbildung.

Im physiologischen Experiment ergibt sich ein Optimum des Wurzellängenwachstums in Abhängigkeit von der Saugkraft des Substrats. Dabei tritt ein Antagonismus zwischen Längenwachstum und Seitenwurzelbildung zutage, indem bei hohen Feuchtegraden die Seitenwurzelbildung gegenüber dem Längenwachstum stark gefördert ist.

Das Wurzellängenwachstum verschiedener Pflanzen wird verschieden stark gefunden und seine physiologische Bedeutung für die xerophytische Befähigung der Pflanzen in Betracht gezogen.

Zum Schluß werden die Ergebnisse der Untersuchungen in ein allgemeines Schema der pflanzlichen Wasserversorgung eingeordnet.

Literatur.

Aaltonen, V. T.: Boden und Wald. Berlin u. Hamburg 1948. — Allyn, R. B.: A calibrated soil probe for measuring field soil moisture. Soil Sci. **53**, 273 (1942). — Allyn, R. B., and R. A. Work: The availmeter and its use in soil moisture control. I. The instrument and its use. Soil. Sci **51**, 307 (1941). — Alten, F., u. B. Kurmies: Das Verhalten des Wassers im Boden. (Das statische Verhalten

des Bodenwassers.) Handbuch der Bodenlehre. Berlin 1939. — ALWAY, F. J. u. Mitarb.: Relation of minimum moisture content of subsoil of prairies to hygroscopic coefficient. Bot. Gaz. **67**, 185 (1919). — ANDERSON, A. B. C., and N. E. EDLEFSEN: Laboratory study of the response of 2- and 4-electrode plaster of paris blocks as soil moisture content indicators. Soil Sci **53**, 413 (1942). — The electrical capacity of the 2-electrode plaster of paris blocks as an indicator of soil moisture content. Soil Sci. **54**, 35 (1942). — A method of determining soil moisture content based on the variation of the electrical capacitance of soil, at a low frequency, with moisture content. Soil Sci. **56**, 29 (1943). — ATANASIU, N.: Ein Beitrag zum Studium des Wasserverbrauchs unserer Kulturpflanzen. Z. Pflanzenernährg, Düngung u. Bodenkde **42**, (87) 103 (1948). — ATTERBERG, A.: Studien auf dem Gebiet der Bodenkunde. Landwirtsch. Versuchsst. **69**, 93 (1908).

BACHMANN, F.: Über die Beziehungen zwischen dem Wassergehalte des Bodens und seinem Dampfdrucke, sowie über diejenigen zwischen der Saugkraft des Bodens und dem Welken von Pflanzen. Planta (Berl.) **4**, 140 (1927). — BAUMANN, H.: Der Boden als Wasserlieferant für die Pflanze. Z. Forschungsdienst (Sonderh.) **11** (1938). — Zur Kenntnis des Wasserhaushalts eines lehmigen Sandbodens bei künstlicher und natürlicher Beregnung. Z. Pflanzenernährg, Düngung u. Bodenkde **38**, 150 (1947). — Zur Kenntnis des Wasserhaushalts eines lehmigen Sandbodens bei künstlicher und natürlicher Beregnung. II. Z. Pflanzenernährg, Düngung u. Bodenkde **43** (88), 28 (1949). — BAVER, L. D.: Soil Physics. New York 1948. — BECHHOLD, H.: Bestimmung von Porengrößen aus der Durchflußmenge von Flüssigkeit. Z. physik. Chem. **64** (1908). — BEMMELEN, J. M. VAN: Absorption X. Ein Beitrag zur Kenntnis der Eigenschaften der Hydrogele bei ihrer Entwässerung und Wiederwässerung. Z. anorg. Chem. **62**, 1 (1909). — BENADE, W.: Einige bodenkundliche Untersuchungen mit Hilfe von Leitfähigkeitsmessungen. Z. Pflanzenernährg, Düngung u. Bodenkde **3/6** (1928). — BLACKMANN, V. H.: The wilting coefficient of the soil. J. of Ecology **2**, 43 (1914). — BODMAN, G. B., and E. A. COLMAN: Moisture and energy condition during downward entry of water into soils. Soil Sci. Soc. Amer. Proc. **8**, 116 (1944). — BOUYOUCOS, G. J.: Comparison between the suction method and the centrifuge method for determining the moisture equivalent of soils. Soil Sci. **40**, 165 (1935). — A new simple and rapid method for determining the moisture equivalent of soils and the role of soil colloids on the moisture equivalent. Soil Sci. **27**, 233 (1939). — BOUYOUCOS, G. J., and A. H. MICK: An electrical resistance method for the continuous measurement of soil moisture under field conditions. Michigan Agric. Exper. Stat. Techn. Bull. **172** (1940). — Comparison of absorbent materials employed in the electrical resistance method of making a continuous measurement of soil moisture under field conditions. Soil Sci. Soc. Amer. Proc. **5**, 77 (1940). — Improvements in the plaster of paris absorption block electrical resistance method for measuring soil moisture under field conditions. Soil Sci. **63**, 455 (1947). — A comparison of electrical resistance units for making a continuous measurement of soil moisture under field conditions. Plant Physiol. **23**, 532 (1948). — A fabric absorption unit for continuous measurement of soil moisture in the field. Soil Sci. **66**, 217 (1948). — BRAKEN, R.: Beitrag zum Wasserhaushalt und Wasserverbrauch einiger Kulturpflanzen im natürlich gelagerten Boden. Z. Bodenkde u. Pflanzenernährg **25** (1941). — BRIGGS, L. J.: Electrical instruments for determining the moisture temperature, and soluble salt content of soils. Bull. U. S. Div. Soils **15** (1899). — BRIGGS, L. J., and MCCALL: An artificial root for inducing capillary movement of soil moisture. Science (Lancaster, Pa.) **20**, 566 (1904). — BRIGGS, L. S., and MCLANE: The moisture equivalents of the soils. N. S. Dept. Agric. Bur. Soils **45** (1907). — BRIGGS, L. S., and H. L. SHANTZ: The wilting coefficient and its indirect determination. Bot. Gaz. **53**, 20

(1912). — Die relativen Welkungskoeffizienten verschiedener Pflanzen. Flora, Jena **105**, 224 (1913).

CANNON, W. A.: A manometer method of determining the capillary pull of soils. Plant World **18** (1915). — CASHEN, G. H.: Measurement of the electrical capacity and conductivity of soil blocks. J. Agricult. Sci. **22**, 145 (1932). — COLMAN, E. A.: The dependence of field capacity upon the depth of wetting of field soils. Soil Sci. **58**, 43 (1944). — Manual of instructions for use of the fiberglas soil-moisture instruments. Calif. Forest a. Range Exper. Stat. Berkeley **1947**. — A laboratory procedure for determining the field capacity of soils. Soil Sci. **63**, 277 (1947). — COLMAN, E. A., W. B. HANAWALT and C. R. BURCK: Some improvements in tensiometer design. J. Amer. Soc. Agron. **38**, 455 (1946). — COLMAN, E. A., and T. M. HENDRIX: The fiberglass electrical soil-moisture instruments. Soil Sci. **67**, 425 (1949). — CORMACK, R. G. H.: Investigations on the development of root hairs. New Phytologist **34**, 30 (1935). — CRAFTS, A. S., H. B. Currier and C. R. Stocking. Water in the Physiology of Plants. Waltham, USA. 1949. — CUMMING, R. W. and R. F. CHANDLERS jr.: A field comparison of the electrothermal and gypsum block electrical resistance methods with the tensiometer method for estimating soil moisture in situ. Soil Sci. Amer. Proc. **5**, 80 (1941).

DAVIS, W. E. and G. S. SLATER: A direct weighing method for sequent measurements of soil moisture under field conditions. J. Amer. Soc. Agron. **34**, 285 (1942). — DUSHMAN, S.: Die Grundlagen der Vakuumtechnik. Heidelberg 1926.

EDLEFSEN, N. E.: A review of results of dielectric methods for measuring moisture present in materials. Agric. Engng **14**, 234 (1933). — EDLEFSEN, N. E., and A. B. C. ANDERSON: The four-electrode resistance method for measuring soil moisture content under field conditions. Soil Sci. **51**, 667 (1941). — Thermodynamics of soil moisture. Hilgardia **15**, 31 (1943). — EDLEFSEN, N. E., A. B. C. ANDERSON and W. B. MARCUM: Field study of response of the electrical resistance of 2- and 4-electrode plaster of paris blocks to variations in soil moisture. Soil Sci. **54**, 275 (1942). — Methods of measuring soil moisture. Ann. Amer. Sugar-Beet Technol. **26**, **1942**. — EDLEFSEN, N. E., and W. O. SMITH: The determining of moisture in undisturbed soil. Soil Sci. Soc. Amer. Proc. **8**, 112 (1943). — EHLERS, H.: Untersuchungen zur Ernährungsphysiologie der Pollenschläuche. Biol. Zbl. **70**, 432 (1951).

FEHÉR, D.: Untersuchungen über den statischen Wasserbedarf der Waldbäume. Intersylva **2**, 445 (1942). — FIRBAS, F.: Untersuchungen über den Wasserhaushalt der Hochmoorpflanzen. Jb. wiss. Bot. **74**, 459 (1931). — FITTING, H.: Die Wasserversorgung und die osmotischen Druckverhältnisse der Wüstenpflanzen. Z. Bot. **3**, 209 (1911). — FLEISCHHAUER-BINZ, E.: Die Wasserverhältnisse des Bodens. Z. Kosmos. 415, **1948**. — Die Messung von Bodensaugkräften mit Tensiometern. Planta (Berl.) **37**, 565 (1949). — FLETCHER, F. E.: A dielectric method of measuring soil moisture. Soil Sci. Soc. Amer. Proc. **4**, 84 (1939). — FREUNDLICH, H.: Kapillarchemie. Leipzig 1923. — FURR, J. R., and J. O. REEVE: The range of soil-moisture percentages through which plants undergo permanent wilting in some soils from semiarid irrigated areas. J. Agricult. Res. **71**, 149 (1945).

GARDNER, F. D.: The electrical method of moisture determination in soils, results and modifications. Bull. U. S. Div. Soils. **12** (1898). — GARDNER, F. D., and L. J. BRIGGS: An electrical method of determining the moisture content of arable soils. Bull. U. S. Div. Soils **6** (1897). — GARDNER, R.: A method of measuring the capillary tension of soil moisture over a wide moisture range. Soil Sci. **43**, 277 (1937). — GARDNER, W.: The capillary potential and its relation to soil-moisture constants. Soil Sci. **10**, 357 (1920). — GEIGER, R.: Das Klima der bodennahen Luftschicht. Braunschweig 1927. — GLIEMEROTH, G.: Der Wasserhaushalt

eines Lößlehms und seine Beeinflussung durch den Pflanzenbestand und Bearbeitung. J. Landwirtsch. **89** (1942). — GORZ, G.: An apparatus for the electrical determination of soil moisture in the field. Int. Mitt. Bodenkde **14**, 35 (1924). — GRADMANN, H.: Die Bedeutung von Saugkraft und Wasserleitvermögen des Bodens für die Pflanze. Ber. dtsch. bot. Ges. **46** (1928). — Untersuchungen über die Wasserverhältnisse des Bodens als Grundlage des Pflanzenwachstums. I. Jb. wiss. Bot. **69** (1928). — Untersuchungen über die Wasserverhältnisse des Bodens als Grundlage des Pflanzenwachstums. II. Jb. wiss. Bot. **71**, 671 (1929). — Die Wasserverhältnisse des Bodens und das Pflanzenwachstum. Naturwiss. **19** (1931). — Untersuchungen über die Abhängigkeit der Transpiration und des Welkens von den Wasserverhältnissen des Bodens. Jb. wiss. Bot. **76**, 558 (1932). — Saugwertmessungen an Böden, als Grundlage für das Verständnis des pflanzlichen Wasserhaushaltes. Forschgn u. Fortschr. **9**, 285 (1933). — Über die Messung von Bodensaugkraftwerten. Jb. wiss. Bot. **80**, 92 (1934). — GREEN, W. H., and G. A. AMPT: Studies on soil physics: I. The flow of air and water through soils. J. Agric. Sci. **4**, 1 (1911).

HABERLANDT, G.: Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig 1904.— HAINES, W. B.: Studies in the physical properties of soils. IV. J. Agric. Sci. **17**, 264 (1927). HAINES, W. B.: Studies in the physical properties of soils. V. The hysteresis effect in capillary properties and the modes of moisture distribution associated therewith. J. Agric. Sci. **20**, 97 (1930). — HAISE, H. R., and O. J. KELLEY: The relation of electrical and heat conductivity to moisture tension in plaster of paris blocks. Soil Sci. **61**, 411 (1946). — Causes of diurnal fluctuations of tensiometers. Soil Sci. **70**, 301 (1950). — HANSEN, H. C.: The water retaining power of the soil. J. Ecology **14**, 111 (1926). — HARDER, R.: Über den Wasser- und Salzgehalt und die Saugkräfte einiger Wüstenböden. Jb. wiss. Bot. **72** (1930). — HARDY, F.: The soil point method for directly estimating the water supplying power of a soil in the field. J. Agric. Sci. **13**, 355 (1923). — The measurement of suction forces in colloidal soil. Soil Sci. **24**, 71 (1927). — HARTENBURG, W.: Der Wasser- und Kohlensäurehaushalt tropischer Regenwaldpflanzen in sommerlicher Gewächshauskultur. Diss. Darmstadt 1937. — HAWKINS, L. A.: The porous clay for the automatic watering of plants. Plant World **13**, 220 (1910). — HEITZ, E.: Elemente der Botanik. Wien 1950. — HENDRICKSON, A. H., and F. J. VEIHMEYER: Moisture distribution in soil in containers. Plant Physiol. **16**, 821 (1941). — HOCHHOLZER, H.: Mikroskopische Bodenuntersuchungen. Mikroskopie (Wien) **3**, 203 (1948). — HOFMANN, G.: Ein neues Gerät zur Registrierung der Bodenluftfeuchtigkeit. Diss. München 1951. HOLDHEIDE, W.: Über die Beeinflussung der Bodensaugkraft durch die Temperatur. Jb. wiss. Bot. **81**, 747 (1935). — HUBER, B.: Die Beurteilung des Wasserhaushaltes der Pflanze. Jb. wiss. Bot. **64** (1924). — Wasserumsatz und Stoffbewegung. Fortschr. Bot. **10**, 176 (1941). — Wasserumsatz und Stoffbewegung. Fortschr. Bot. **13**, 277 (1951). — HUNTER, A. S., and O. J. KELLEY: Changes in the construction of soil moisture tensiometers for field usw. Soil Sci. **61**, 215 (1946).

JAMISON, V. C., and I. F. REED: Durable asbestos tension tables. Soil Sci. **1949.** JOST, L.: Pflanzenphysiologie. Jena 1913. —

KAUSCH, W.: Physiologische Wirkungen kleinster Saugkräfte? Planta (Berl.) **41**, 59 (1952). — Saugkraft und Wassernachleitung im Boden als physiologische Faktoren. Unter besonderer Berücksichtigung von Tensiometer und Tensiostat. Diss. Darmstadt 1953. — Neuere Methoden zur Messung der physiologisch wirksamen Bodenfeuchte. Angew. Pflanzensoziol. 8, **1954**. — KELLEY, O. J.: A rapid method of calibrating various instruments for measuring soil moisture in situ. Soil Sci. **58**, 433 (1944). — KELLEY, O. J. u. Mitarb.: A comparison of methods of measuring soil moisture and field conditions. J. Amer. Soc. Agron. **38**, 759

(1946). — KING, F. H.: An artificial root. Science (Lancaster, Pa.) **20** (1904). — KLEIN, K.: Das Spaltöffnungsverhalten dürreempfindlicher und dürreresistenter Sorten landwirtschaftlicher Kulturpflanzen. Diss. Darmstadt **1944**. — KNAPP, R., H. F. LINSKENS, H. LIETH u. F. WOLF: Untersuchungen über die Bodenfeuchtigkeit in verschiedenen Pflanzengesellschaften nach neueren Methoden. Ber. dtsch. bot. Ges. **65**, 113 (1952). — KNODEL, H.: Über die Abhängigkeit des osmotischen Wertes von der Saugkraft des Bodens. Jb. wiss. Bot. **87**, 557 (1938). — KOLKWITZ, R.: Einfache Untersuchungen von Boden und Wasser. Jena **1941**. — KORNEV, G.: The suction force of soils. Abstracts in Soil Sci. **17**, 428 (1924). — KRAMER, P. J., and T. S. COILE: An estimation of the volume of water made available by root extension. Plant Physiol. **15**, 743 (1940). — KRAMER, P.: Plant and soil water relationships. NewYork-Toronto-London 1949.

LAATSCH, W.: Dynamik der deutschen Acker- und Waldböden. Dresden u. Leipzig **1944**. — LIVINGSTON, B. E.: A method for controlling plant moisture. Plant World. **11**, 39 (1908). — LIVINGSTON, B. E., and H. E. BULLING: The water-supplying power of the soil as indicated by osmometers. Carnegie Instn. Publ. **204** (1915). LOBANOW, N. W.: Die minimale für die Pflanzenwurzel zugängliche Bodenfeuchtigkeit. J. landwirtsch. Wiss. **2**, 243 (1925).

MAXIMOW, N. A.: The Plant in Relation to Water. London 1929. — MITSCHERLICH, E. A.: Über den Einfluß des Wassers auf die Höhe der Pflanzenerträge. Z. Pflanzenernährg, Düngung u. Bodenkde **38**, 202 (1947). — Bodenkunde für Landwirte, Forstwirte und Gärtner. Halle 1949.

NITSCH, W. v.: Bessere Bodenbearbeitung. Berlin 1937.

OMER, J.: A. KELLEY u. Mitarb.: A comparison of methods of measuring soil moisture under field conditions. J. Amer. Soc. Agron. **1946**.

PAPADACIS, J. S.: A rapid method for determining soil moisture. Soil Sci. **51** (1941). — PFEFFER, W.: Pflanzenphysiologie, Bd. I. Leipzig 1897. — PULLING, H. E., and B. E. LIVINGSTON: The water-supplying power of the soil as indicated by osmometers. Carnegie Instn. Publ. **204** (1915).

REITEMEIER, R. F., and L. A. RICHARDS: The reliability of the pressure membrane method for extraction of soil solution. Soil Sci. **57**, 119 (1944). — RENNER, O.: Wasserversorgung der Pflanzen. In Handwörterbuch der Naturwissenschaft Jena 1915. — Wasserzustand und Saugkraft. Planta (Berl.) **19** (1933). — RICHARDS L. A.: Soil moisture tensiometer materials and construction. Soil Sci. **53**, 241 (1942). — Pressure membrane apparatus construction and use. Agric. Engng **28**, 451 (1947). — Porous plate apparatus for measuring moisture retention and transmission by soil. Soil Sci. **66**, 105 (1948). — Methods of measuring soil moisture tension. Soil Sci. **68** (1949). — RICHARDS, L. A., and M. FIREMAN: Pressure-plate apparatus for studying moisture absorption and transmission by soil. Soil Sci. **56**, 395 (1943). — RICHARDS, L. A., and W. GARDNER: Tensiometers for measuring the capillary tension of soil water. J. Amer. Soc. Agron. **28**, 352 (1936). — RICHARDS, L. A., and R. W. PEARSON: A soil moisture tensiometer with a compact manometer. J. Amer. Soc. Agron. **31**, 986 (1939). — RICHARDS, L. A., and L. R. WEAVER: The relation between the fifteen atmosphere percentage and the permanent wilting percentage. Soil Sci. **56** (1943). — Fifteen atmosphere percentage as related to the permenent wilting percentage. Soil Sci. **56**, 531 (1943). — Moisture retention by some irrigated soils as related to soil-moisture tension. J. agric. Res. **69**, 215 (1944). — ROGERS, W. S.: A soil moisture meter depending on the capillary pull of the soil, with illustrations of its use in fallow land, grass orchards and irrigated orchards. J. Agric. Sci. **25**, 326 (1935). — An apple irrigation trial, using soil meters. Repr. from the Annual Report of the East Malling Research Station. 1938. — Rogers soil moisture tensiometer. London 1949. — ROTMISTROFF, W. G.:

Das Wesen der Dürre. Dresden u. Leipzig 1926. — RUSELL, M. B., F. E. DAVIS and R. A. BAIR: The use of tensiometers for following soil moisture conditions under corn. J. Amer. Soc. Agron. **32**, 922 (1940).

SCHOFIELD, C. S.: The measurement of soil water. J. Agric. Res. **71**, 375 (1945). — SCHROEDER, P. v.: Über Erstarrungs- und Quellungserscheinungen von Gelatine. Z. physik. Chem. **45**, 109 (1903). — SCHWARZ, F.: Die Wurzelhaare der Pflanzen. Habil.-Schr. Breslau 1883. — SEKERA, F.: Eine neue Methode der Schollenanalyse. Z. Pflanzenernährg **7**, 11 (1928). — Die Beurteilung der Wasserversorgung der Pflanze als Standortsfaktor. Z. Pflanzenernährg, Düngung u. Bodenkde **22**, 152 (1931). — Die nutzbare Wasserkapazität und die Wasserbeweglichkeit im Boden. Z. Pflanzenernährg, Düngung u. Bodenkde **22**, 287 (1931). — Die Nutzbarkeit des Bodenwassers für die Pflanze. Z. Pflanzenernährg, Düngung u. Bodenkde **26**, 57 (1932). — Die Strukturanalyse des Bodens. Z. Bodenkde u. Pflanzenernährg **6**, 259 (1938). — Gesunder und kranker Boden. Berlin 1951. — SHAW, B., and L. D. BAVER: An electrothermal method for following moisture changes of the soil in situ. Soil Sci. Soc. Amer. Proc. **4**, 78 (1939). — SHAW, B., and L. D. BAVER: Heat conductivity as an index of soil moisture. J. Amer. Soc. Agron. **31**, 886 (1939). — SHAW, CH. F.: The measurement of „suction forces" in Soils. Soil Sci. **27**, 111 (1929). — SIMONIS, W.: Untersuchungen über die Abhängigkeit des osmotischen Wertes vom Bodenwassergehalt bei Pflanzen verschiedener ökologischer Gruppen. Jb. wiss. Bot. **83**, 191 (1936). — Untersuchungen zum Dürreeffekt. Planta (Berl.) 40, 313 (1952). — SLATER, C. S.: A modified resistance block for soil moisture measurement. J. Amer. Soc. Agron. **34**, 284 (1942). — SLATER, C. S., and J. C. BRYANT: Comparison of four methods of soil measurement. Soil Sci. **61**, 131 (1946). — STOCKER, O.: Der Wasserhaushalt ägyptischer Wüsten- und Salzpflanzen. Bot. Abh. **1928**, H. 13. — Ungarische Steppenprobleme. Naturwiss. **47**, 126, (1929). — Über die Messung von Bodensaugkräften und ihrem Verhältnis zu den Wurzelsaugkräften. Z. Bot. **23**, 27 (1930). — Der Wasserhaushalt der Trocken- und Salzpflanzen. Forschgn u. Fortschr. **7**, 226 (1931). — Untersuchungen in der ägyptischen Alkalisteppe. Jb. wiss. Bot. **78**, 5 (1933). — Transpiration und Wasserhaushalt in verschiedenen Klimazonen III/II. Jb. wiss. Bot. **78**, 751 (1933); **81**, 464 (1935). — Über die Beziehungen zwischen Wasser- und Assimilationshaushalt. Ber. dtsch. bot. Ges. **55**, 370 (1937). — Probleme der pflanzlichen Dürreresistenz. Naturwiss. **34**, 362 (1947). — Grundriß der Botanik. Berlin-Göttingen-Heidelberg 1952. — STOCKER, O., u. W. KAUSCH: Bodenfeuchte und Tensiometermessung. Ber. dtsch. Wetterdienstes i. d. US-Zone **32**, (1952). — STOECKELER, J. H., and E. AAMODT: Use of tensiometers in regulating watering in forest nurseries. Plant Physiol. **15**, 589 (1940). — SÜCHTING, H.: Lehrbuch der Bodenkunde und Pflanzenernährung. Hannover 1949.

THUN, H.: Die Untersuchung von Böden. Hamburg 1949.

UHLIG, S.: Die Darstellung der Wasserverhältnisse im Boden. Naturwiss. Rdsch. **1**, 10 (1951). — URSPRUNG, H., u. G. BLUM: Zwei neue Saugkraft-Meßmethoden. Jb. wiss. Bot. **72**, 254 (1930).

VAGELER, P.: Der Kationen- und Wasserhaushalt des Mineralbodens. Berlin 1932. — VAGELER, P., u. F. ALTEN: Böden des Nil und Gash. Z. Pflanzenernährg, Düngung u. Bodenkde **21—24** (1931). — VASSILJEV, I. M.: Über den Wasserhaushalt von Pflanzen der Sandwüste im südöstlichen Kara-Kum. Planta (Berl.) **14** (1931). — VEIHMEYER, F. J., N. E. EDLEFSEN and A. H. HENDRICKSON: Use of tensiometers for measuring the availability of water to plants. Plant Physiol. **18**, 66 (1943). — VEIHMEYER, F. J., and A. H. HENDRICKSON: The relation of soil moisture to cultivation and plant growth. Ist Internat. Congr. of Soil Sci. Proc. a. Papers **3**, 498—513 (1928). — Methods of measuring field capacity and per-

manent wilting percentage of soils. Soil Sci. **68**, 75 (1949). — VERSLUYS, J.: Die Kapillarität der Böden. Internat. Mitt. Bodenkde **7** (1916).

WALLIHAN, E.F.: Use of tensiometers for soil moisture measurement in ecological research. J. Ecology **20**, 403 (1939). — WALTER, H.: Plasmaquellung und Wachstum. Z. Bot. **16** (1924). — Die Anpassungen der Pflanzen an Wassermangel. Naturwiss. u. Landwirtsch. **1926**, H. 9. — Grasland, Savanne und Busch der arideren Teile Afrikas in ihrer ökologischen Bedingtheit. Jb. wiss. Bot. **87**, 750 (1938). — Ökologische Pflanzengeographie. Fortschr. Bot. **9**, 269 (1940). — Grundlagen der Pflanzenverbreitung. Stuttgart 1950. — WEAVER, J. E.: The ecological relations of roots. Carnegie Instn. Publ. **286** (1919). — Development and activities of roots of crop plants. Carnegie Instn. Publ. **316** (1922). — WHITNEY, M., L. J. BRIGGS and F. D. GARDNER: An electrical method of determining the moisture content of arable soils. U.S.Dept. Agric. Div. Soils Bull. **6** (1897).

ZUNKER, F.: Das Verhalten des Bodens zum Wasser. In Handbuch der Bodenlehre, Bd. VI, S. 66. 1930. — ZEBE, E.: Über die Bewurzelung von Sandpflanzen. Natur u. Volk **82**, 22 (1952).

Dr. WALTER KAUSCH, Botanisches Institut der Technischen Hochschule, Darmstadt, Roßdörferstr. 140.

Planta, Bd. 45, S. 264—272 (1955).

Aus dem Botanischen Institut der Technischen Hochschule München
in Weihenstephan.

UNTERSUCHUNGEN ÜBER DEN EINFLUSS DER 2,4-D AUF DEN ANEURINGEHALT 2,4-D-EMPFINDLICHER UND -RESISTENTER PFLANZEN.

Von

H. v. Witsch und H. Kasperlik.

(Eingegangen am 13. Januar 1955.)

In vergleichenden Untersuchungen über die Veränderung verschiedener physiologischer Reaktionen 2,4-D-(Dichlorphenoxyessigsäure-) empfindlicher, wenig empfindlicher und resistenter Pflanzen unter dem Einfluß dieses Wirkstoffes hat der eine von uns (Kasperlik 1955) charakteristische plasmatische Unterschiede in der Wirkstoffempfindlichkeit bei Pflanzen dieser 3 Gruppen festgestellt. Diese Unterschiede äußerten sich unter anderem auch in einer typischen, graduell verschiedenen Beeinflußbarkeit der Saccharase- und Amylaseaktivität und damit verbunden des gesamten Kohlenhydratstoffwechsels. Im Zusammenhang hiermit und mit unseren früheren Befunden über Änderungen des physiologischen Verhaltens der Pflanze durch Erhöhung des Aneuringehaltes (v. Witsch und Flügel 1953) wurden Untersuchungen durchgeführt, welche Aufschluß darüber geben sollten, ob die durch die 2,4-D-Behandlung verursachten Änderungen des Kohlenhydratstoffwechsels auch mit einer Beeinflussung des Aneuringehaltes der Versuchspflanzen verbunden sind.

Zur Carboxylase als wesentlichem Ferment des Kohlenhydratstoffwechsels (Neuberg und Karczag 1911) gehört das Aneurin als Coferment. Das Aneurin greift also als Co-Carboxylase direkt in den Kohlenhydratstoffwechsel ein, ist aber auch als Plasmawuchsstoff und Bestandteil des Bioskomplexes notwendige Voraussetzung für jegliches Zellwachstum. Diesbezüglich sei auf die zusammenfassende Darstellung von Stepp-Kühnau-Schroeder (1952) und auf die zahlreichen Untersuchungen an wirkstoffheterotrophen Mikroorganismen (z. B. Schopfer 1939, Schopfer und Guilloud 1945) sowie auf die Erfahrungen mit Organkulturen von Wurzeln höherer Pflanzen verwiesen (White 1934, Robbins und Schmidt 1938, Söding 1952, dort auch weitere Literatur).

Der Aneuringehalt pflanzlicher Organismen ist daher auch stets dort am größten, wo lebhaftes Zellwachstum herrscht, bei höheren Pflanzen in den Sproßgipfeln und jungen Blättern (Hurni 1944), bei Kulturen von Einzellern (z. B. *Chlorella*) dann, wenn diese sich in starker Zell-

vermehrung befinden (v. WITSCH 1948b). Andererseits setzt unter der Einwirkung der 2,4-D vielfach lebhafte Zellteilung in Sproß und Wurzel ein. Zellwucherungen, verstärkte Cambiumtätigkeit, vermehrte Seitenwurzelanlagen treten auf (FROHBERGER 1951, KANDLER 1953 u. a.), so daß Untersuchungen über eine Beeinflussung des Aneurinspiegels durch den Wuchsstoff erfolgversprechend erschienen. Die Versuche wurden mit Pflanzen verschiedener 2,4-D-Empfindlichkeit durchgeführt, um durch Vergleich der Reaktionsstärke dem Problem der Selektivwirkung dieses Wuchsstoffes auch von dieser Seite näher zu kommen.

Material und Methode.

Als 2,4-D-hochempfindliche Versuchspflanzen wurden *Sinapis alba*, *Solanum Lycopersicum*, *Vicia faba* und *Phaseolus vulgaris* gewählt, als wenig empfindliche *Capsella bursa pastoris* und *Matricaria inodora*, als resistente Art *Avena sativa*. Sollte der Wirkstoff über die Blätter geboten werden, so wurde eine 0,25%ige Lösung des 2,4-D-Ammoniumsalzes auf die Blätter der in Töpfen in Erde herangezogenen Versuchspflanzen gesprüht (Blattbehandlung). Bei Wurzelbehandlung wurde er der KNOPschen Nährlösung bei Sandkulturen in einer Konzentration von $5 \cdot 10^{-4}$ bzw. $5 \cdot 10^{-3}$% zugesetzt.

Die Pflanzen standen bei der Anzucht und während des Versuches im Gewächshaus. Der 2,4-D-Zusatz erfolgte jeweils zu der im Versuchsplan vorgesehenen Anzahl von Tagen vor dem Erntetermin, die Serien mit verschieden langer Wuchsstoffwirkung wurden also stets am gleichen Tage geerntet. Die oberirdischen Teile der Versuchspflanzen wurden abgeschnitten und sofort bei 105° getrocknet, die Wurzeln vorher sorgfältig ausgewaschen und zwischen Filtrierpapier oberflächlich abgetrocknet. Auf eine gute Durchmischung der einzelnen Proben wurde besonders geachtet.

Die Aneurinbestimmungen wurden wie in den vorhergehenden Arbeiten mit dem SCHOPFERschen *Phycomyces*-Test durchgeführt. Über Einzelheiten der Versuchsanstellung wurde schon früher (v. WITSCH 1948a, v. WITSCH und FLÜGEL 1952) ausführlich berichtet.

Experimenteller Teil.

In Tabelle 1 sind die Aneurinbestimmungen an Blättern, Stengeln und Wurzeln der 2,4-D-empfindlichen Arten *Solanum Lycopersicum*, *Phaseolus vulgaris*, *Vicia faba* und *Sinapis alba* wiedergegeben. Die Pflanzen waren in der eingangs geschilderten Weise mit Wuchsstofflösung übersprüht und geerntet worden. Alle Angaben sind Mittelwerte aus mindestens 2 zu verschiedenen Zeitpunkten durchgeführten Bestimmungen.

Unter dem Einfluß der 2,4-D stieg in den Blättern von *Solanum Lycopersicum* der Aneuringehalt anfänglich etwas an, sank dann aber (nach etwa 6 Tagen) dauernd unter den Kontrollwert ab. Bei den übrigen Versuchspflanzen dieser Gruppe konnte nur ein Absinken der Werte beobachtet werden. In den Stengeln wurde der Aneuringehalt stets über die ganze Versuchsperiode erhöht. In den Wurzeln war

Tabelle 1. *Aneuringehalt 2,4-D-empfindlicher Pflanzen bei Blattbehandlung (blühende Pflanzen).*

	γ Aneurin je Gramm Trockengewicht							
	unbehandelt	nach 12 Std	nach 2 Tagen	nach 4 Tagen	nach 5 Tagen	nach 6 Tagen	nach 10 Tagen	nach 20 Tagen
Solanum Lycopersicum (voll blühende Pflanzen).								
Blätter	5,9	6,5	6,4	6,5				
Blätter	6,1					4,8	3,1	
Stengel	2,7				2,8		3,1	4,5
Stengel	2,6					4,1	5,6	
Wurzeln	3,5		6,5	5,0				
Wurzeln	3,5				3,6		3,7	2,2
Phaseolus vulgaris (Pflanzen bei Blühbeginn).								
Blätter	11,5		11,2					
Stengel	4,3		5,5					
Wurzeln	2,5		4,2	3,9				
Vicia faba (Pflanzen bei Blühbeginn).								
Blätter	13,6		10,5	8,3				
Stengel	1,9		2,6	2,5				

Sinapis alba (voll blühende Pflanzen).

	unbehandelt	nach 1 Tag		nach 4 Tagen		nach 8 Tagen	nach 12 Tagen
Blätter	10,7	10,5					
Blätter	10,0			9,4			
Stengel	2,0	2,0					
Stengel	2,5			2,6		3,6	
Stengel	1,7						2,1

immer ein Anstieg des Aneuringehaltes zu beobachten, ein Absinken unter den Kontrollwert konnte nur bei *Solanum Lycopersicum* in dem über 20 Tage ausgedehnten Versuch festgestellt werden.

Im Anschluß hieran seien die wenig empfindlichen Arten *Capsella bursa pastoris* und *Matricaria inodora* besprochen. Wie an anderer Stelle (Kasperlik 1955) ausgeführt, sind die Jugendstadien solcher Pflanzen wesentlich empfindlicher als spätere. Es sind daher sowohl junge Blattrosetten wie auch ältere, blühende Pflanzen von *Capsella* getestet worden. Die Ergebnisse dieser Versuchsgruppe sind in Tabelle 2 zusammengefaßt.

In den Blättern der noch empfindlichen Jungpflanzen von *Capsella* bewirkte die 2,4-D-Behandlung einen vorübergehenden Anstieg des Aneurinspiegels, wie dies auch bei dem hochempfindlichen *Solanum Lycopersicum* beobachtet worden war, nach 8 Tagen wurde der Ausgangswert wieder erreicht. In den weniger empfindlichen älteren Pflanzen war zu diesem Zeitpunkt ein Abfall unter den Kontrollwert festzustellen, der sich nach 14 Tagen noch verstärkte. Eine Bestimmung nach 4 Tagen konnte bei diesem Material aus versuchstechnischen Gründen leider nicht durchgeführt werden. In den Stengeln und

Wurzeln blühender *Capsella*-Pflanzen wurde wiederum ein Ansteigen des Aneuringehaltes festgestellt. Die Ergebnisse an erwachsenen Pflanzen von *Matricaria* entsprechen bei meist relativ geringen Ausschlägen den Befunden bei *Capsella*.

Von *Avena sativa* als 2,4-D-resistenter Art wurden Jungpflanzen im 3- und 5-Blattstadium verwendet. Trotzdem wurde der Aneuringehalt durch die Wuchsstoffbehandlung nicht verändert.

Außer den geschilderten Versuchen mit Blattbehandlung wurden auch Untersuchungen durchgeführt, bei welchen den in Nährlösungs-Sandkultur herangezogenen Versuchspflanzen der Wirkstoff 4 Tage vor der Ernte in einer Konzentration von $5 \cdot 10^{-4}$% bzw. bei den weniger empfindlichen Arten und bei *Avena* auch $5 \cdot 10^{-3}$% durch die Wurzeln zugeführt wurde. Die stärkere Konzentration wurde bei den hochempfindlichen Arten nicht angewandt. Vorversuche hatten gezeigt, daß sie bei ihnen bereits nach wenigen Tagen merkliche Wurzelschädigungen verursachte, es wären daher unspezifische Reaktionen zu befürchten gewesen. Die Ergebnisse dieser Versuche sind in Tabelle 3 für alle Versuchspflanzen gemeinsam dargestellt.

Tabelle 2. *Aneuringehalt 2,4-D-wenig-empfindlicher Pflanzen bei Blattbehandlung.*

	γ Aneurin je Gramm Trockengewicht			
	unbehandelt	nach 4 Tagen	nach 8 Tagen	nach 14 Tagen
Capsella bursa pastoris (Jungpflanzen).				
Blätter	3,5	4,4	3,6	
Capsella bursa pastoris (blühende Pflanzen).				
Blätter	6,6		4,1	3,4
Stengel	2,9		2,9	3,4
Wurzeln	1,5	2,1	3,0	
Matricaria inodora (blühende Pflanzen).				
Blätter	8,3	6,5	6,3	
Stengel	1,2	1,2	1,6	
Wurzeln	2,2	2,7	2,4	

Bei *Sinapis* wurden Pflanzen in voller Blüte untersucht. Das vegetative Wachstum des Sprosses war also abgeschlossen. Der Aneuringehalt war in den Blättern vermindert, in den Stengeln unverändert.

Die Bestimmungen an *Vicia faba*, *Phaseolus vulgaris*, *Capsella bursa pastoris* und *Avena sativa* wurden vor Blühbeginn, also an noch lebhaft wachsenden Pflanzen, durchgeführt. Bei *Vicia* stieg der Vitamin B_1-Gehalt in den Blättern und Stengeln an, bei *Phaseolus* war ein Anstieg in den hier allein getesteten Wurzeln festzustellen. Bei *Capsella* war sowohl in den Blättern als auch in den Wurzeln der Aneuringehalt erhöht. Die Anwendung der höheren Konzentration rief eine weitere Steigerung hervor. Bei *Avena* nahm das Aneurin in den Blättern geringfügig ab, in den Wurzeln stieg es dagegen an, in $5 \cdot 10^{-3}$%iger Lösung sogar bis auf das Doppelte des Kontrollwertes.

Zusammenfassend läßt sich feststellen, daß unter dem Einfluß der 2,4-D sowohl nach Zuführung über die oberirdischen Teile wie nach

Zugabe zur Nährlösung der Aneuringehalt der Versuchspflanzen in charakteristischer Weise verändert wurde.

Bei einem Vergleich beider Versuchsgruppen ist zu bedenken, daß der Wirkstoff bei ihnen in verschiedener Weise in die Pflanzen eindringt und primär an verschiedenen Stellen zur Auswirkung gelangt. Beim Besprühen der oberirdischen Pflanzenteile mit Lösungen von 2,4-D wird der Wuchsstoff von den Blättern aufgenommen (Corns 1948, Holley, Boyle und Hand 1950, Linden (1950). Unterschiede in der Benetzbarkeit der Blattoberfläche, in der Ausbildung der Cuticula (Linser 1951) können hierbei die Aufnahme beeinflussen und sind sicher zu einem erheblichen Teile für die unterschiedliche Empfindlichkeit verschiedener Pflanzen verantwortlich zu machen. Die Leitung des eingedrungenen Wirkstoffes erfolgt in erster Linie im Phloem und in basipetaler Richtung, Voraussetzung hierfür ist, daß gleichzeitig auch Zucker transportiert werden (Weintraub 1950).

Tabelle 3. *Die Veränderung des Aneuringehaltes bei Aufnahme von 2,4-D über die Wurzeln (Wirkstoffzugabe 4 Tage vor der Ernte).*

	γ Aneurin je Gramm Trockengewicht		
	unbehandelt	$5 \cdot 10^{-4}$ %	$5 \cdot 10^{-3}$ %
Sinapis alba (Pflanzen in voller Blüte).			
Blätter	8,6	7,8	
Stengel	1,2	1,2	
Vicia faba (Pflanzen vor der Blüte).			
Blätter	9,4	10,2	
Stengel	4,3	5,5	
Phaseolus vulgaris (Pflanzen vor der Blüte).			
Wurzeln	4,7	5,3	
Capsella bursa pastoris (Pflanzen vor der Blüte).			
Blätter	5,2	5,8	6,8
Wurzeln	3,5	4,1	4,4
Avena sativa (Jungpflanzen, 4-Blatt-Stadium).			
Blätter	11,4	11,2	11,0
Wurzeln	1,6	2,6	3,3

Aus wuchsstoffhaltiger Nährlösung wird der Wirkstoff durch die Wurzeln aufgenommen und mit dem Wasserstrom in kurzer Zeit über die ganze Pflanze verbreitet (Ferri 1947, Dhillon und Lucas 1950). Hierbei beeinflussen im Gegensatz zur Blattbehandlung morphologisch-anatomische Merkmale die Aufnahme nicht, so daß Unterschiede in der Reaktionsstärke nur auf innere plasmatische Differenzen der Versuchspflanzen zurückgeführt werden können.

Nach Übersprühen mit 2,4-D-Lösungen sank der Aneuringehalt in den Blättern aller Versuchspflanzen, außer beim resistenten Hafer, im Laufe der Versuchszeit erheblich ab. Diesem Abfall kann bei hochempfindlichen Arten ein kurzzeitiger Anstieg vorangehen (*Solanum Lycopersicum*, *Capsella*-Jungpflanzen).

In den Stengeln war stets ein Ansteigen der Aneurinwerte festzustellen. Dieser Anstieg war bei 2,4-D-empfindlichen Arten und jüngeren Pflanzen stärker und früher zu beobachten als bei wenig emp-

findlichen oder alten Versuchspflanzen. Er zeigte sich an noch kaum blühenden *Phaseolus*- oder *Vicia*-Pflanzen bereits nach 2 Tagen, an voll erblühten Exemplaren von *Sinapis*, *Capsella* und *Matricaria* erst nach 8—12 Tagen (Tabellen 1 und 2).

In den Wurzeln aller Versuchspflanzen außer *Avena* stieg der Aneuringehalt ebenfalls an. Nur bei sehr langer Ausdehnung der Versuche (*Solanum Lycopersicum* 20 Tage) wurde Abfall unter die Kontrollwerte beobachtet.

Nach Zugabe der 2,4-D zur Nährlösung ergab sich bezüglich des Aneuringehaltes der Blätter kein einheitliches Bild. Aus versuchstechnischen Gründen mußten diese Versuche stets nach 4 Tagen ausgewertet werden. *Sinapis* zeigte einen leichten Abfall der Aneurinwerte, *Vicia* und *Capsella* einen Anstieg, bei *Avena* blieben sie fast unverändert. In den bereits stark verholzten Stengeln der voll erblühten *Sinapis*-Pflanzen änderte sich der Aneuringehalt nicht mehr, in den Stengeln der noch jüngeren *Vicia faba* wurde er erhöht. In den Wurzeln aller daraufhin untersuchten Arten einschließlich *Avena* war ein Anstieg der Aneurinwerte zu beobachten.

Besprechung der Ergebnisse.

Auf die Bedeutung des Aneurins für den Kohlenhydratstoffwechsel und als Plasmawuchsstoff wurde schon in der Einleitung hingewiesen. Unter diesen Gesichtspunkten sollen auch die Ergebnisse dieser Arbeit betrachtet werden. Als Plasmawuchsstoff wird das Aneurin, wie erwähnt, vor allem in jungen, noch wachsenden Geweben gefunden. Unter dem Einfluß der 2,4-D werden andererseits gerade die Tätigkeit meristematischer Gewebe angeregt, vermehrte Zellbildung im Cambium der Sprosse, in Wurzeln Zellwucherungen und die Anlage zahlreicher Seitenwurzeln eingeleitet. In bester Übereinstimmung hiermit wurde in 2,4-D-behandelten Pflanzen überall dort ein Anstieg der Aneurinkonzentration festgestellt, wo verstärkte Zellneubildung auftrat, ganz allgemein in den Sprossen und Wurzeln. Diese Übereinstimmung wird noch betont durch die Beobachtung, daß der Anstieg der Aneurinwerte in den Sprossen junger Pflanzen mit einem größeren Anteil von teilungsbereitem Meristemgewebe höher war als in den Sprossen älterer voll erblühter, deren Stengel auf den Wirkstoff nicht mehr merklich reagierten und parallel dazu auch keine Veränderung im Aneuringehalt aufwiesen (Tabelle 3, *Sinapis*).

Besonderer Erwähnung bedürfen die Versuche mit *Avena*. Ihre große Resistenz gegen herbizide Wuchsstoffe ist sicher zum Teil durch die morphologisch-anatomisch bedingte Erschwerung der Aufnahme des Wirkstoffes (bei Blattbehandlung) begründet. Wie bei den relativ

unempfindlichen Arten spielen aber auch hier sicher plasmatische Eigentümlichkeiten eine Rolle (Kasperlik 1955). Wurde 2,4-D über die Nährlösung zugeführt, und damit die schlechte Aufnahme durch die Blätter umgangen, so trat auch hier eine erhebliche Steigerung des Aneuringehaltes der Wurzel ein, parallel zu der Induktion zahlreicher Seitenwurzelanlagen. Im Gegensatz zu den besonders wuchsstoffempfindlichen Wurzeln änderte sich der Aneuringehalt der Blätter selbst unter dem Einfluß der stärkeren Wirkstoffkonzentration nur wenig. Auch dieses Ergebnis spricht für das Vorhandensein einer plasmatisch bedingten Wirkstoffresistenz, wie sie auch aus den Versuchen Kasperliks (1955) abgeleitet werden konnte, welcher fand, daß auch der Kohlenhydrat- und Wasserhaushalt in den Blättern von *Avena* durch 2,4-D wesentlich weniger beeinflußt wurde als bei den empfindlichen Arten.

Die starke Förderung der Dissimilation durch 2,4-D ist durch zahlreiche Arbeiten bekannt. Hofmann und v. Schmeling (1952) konnten eine Steigerung der Saccharase- und Amylaseaktivität unter 2,4-D-Einfluß nachweisen, andere Autoren (Neely und Mitarbeiter 1950, Ravazzoni 1951) kamen zu unterschiedlichen Ergebnissen. Der eine von uns (Kasperlik 1955, dort auch weitere Literatur) prüfte in vergleichenden Untersuchungen den Einfluß einer 2,4-D-Behandlung auf den Kohlenhydrathaushalt und die Fermentaktivität von Pflanzen verschiedener 2,4-D-Empfindlichkeit. Es wurde eine je nach Pflanzenart verschieden starke Abnahme der hochpolymeren Kohlenhydrate und Zunahme der reduzierenden Zucker in den Blättern und Stengeln festgestellt und parallel dazu ein Anstieg der Saccharase- und Amylaseaktivität. In den Wurzeln nahmen alle Kohlenhydratfraktionen ab, die Fermentaktivität war erhöht.

Der Einfluß der 2,4-D auf den Vitamin B_1-Gehalt steht im Einklang mit der Bedeutung des Aneurins für den Kohlenhydratstoffwechsel. In Stengeln und Wurzeln, in denen verstärkter Abbau sonst teilweise gespeicherter Kohlenhydrate und gesteigerte Atmung des normalen und des unter 2,4-D-Einfluß neu gebildeten Zellmaterials verursacht wird, ließ sich parallel dazu stets eine Erhöhung des Aneuringehaltes feststellen.

Es mag fürs erste unerwartet erscheinen, daß der Vitamin B_1-Gehalt der Blätter höchstens kurzfristig erhöht, im allgemeinen aber gesenkt wurde. Eine Parallele hierzu ist die eingangs zitierte Beobachtung von Corns (1950), der bei Bohnen nach 2,4-D-Behandlung eine Hemmung der Katalasetätigkeit in den Blättern und eine Steigerung in den Stengeln feststellen konnte. Verständlich erscheint dieses abweichende Verhalten der Blätter, wenn man bedenkt, daß in ihnen durch die Wuchsstoffbehandlung keine Gewebsneubildung angeregt wird, daß in ihnen im allgemeinen keine Stoffspeicherung erfolgt und daß ihr Aneuringehalt

schon normalerweise ein Mehrfaches des Aneuringehaltes von Stengeln und Wurzeln beträgt.

Zusammenfassung.

An Pflanzen verschiedener 2,4-D-Empfindlichkeit wurde nach Übersprühen mit 2,4-D-Lösungen bzw. Zusatz des Wuchsstoffes zur Nährlösung der Aneuringehalt von Blättern, Stengeln und Wurzeln getestet.

Unter dem Einfluß der 2,4-D wurde der Vitamin B_1-Gehalt der Blätter im allgemeinen gesenkt, der der Stengel und Wurzeln jedoch erhöht.

Charakteristisch verschiedene Reaktionsstärken der Pflanzen verschiedener 2,4-D-Empfindlichkeit zeigen das Vorhandensein zellphysiologisch-plasmatisch bedingter Ursachen für den Grad der Beeinflußbarkeit einer Pflanze durch den Wuchsstoff.

Zusammenhänge zwischen den Veränderungen des Aneurinspiegels sowie anderer physiologischer Reaktionen der Versuchspflanzen nach 2,4-D-Behandlung und der Bedeutung des Aneurins für den Kohlenhydratstoffwechsel und als Plasmawuchsstoff werden diskutiert.

Diese Untersuchungen wurden durch eine Sachbeihilfe der Deutschen Forschungsgemeinschaft wesentlich gefördert und durch ein Stipendium des Battelle-Memorial-Institutes an den zweitgenannten Verfasser maßgeblich unterstützt. Hierfür sei auch an dieser Stelle bestens gedankt.

Literatur.

Corns, W. G.: Translocation of 2,4-D in injected flowering perennial sow thistle plants. Canad. J. Res., Sect. C **26**, 239—248 (1948). Nach Ref. in Chem. Abstr. **42** (1948). — Effects of 2,4-D and soil moisture on the catalase activity, respiration and protein content of bean plants. Canad. J. Res., Sect. C **28**, 393 (1950). Nach Ref. in Chem. Abstr. **44** (1950). — Dhillon, A. S., and E. H. Lucas: Absorption, translocation and persistence of 2,4-dichlorophenoxyacetic acid in some plants. Bot. Gaz. **112**, 198—207 (1950). — Ferri, M. G.: Preliminary observations on the translocation of synthetic growth substances. Contrib. Boyce Thompson Inst. **14**, 51—68 (1947). Nach Ref. in Ber. wiss. Biol. **64**, 87. — Frohberger, E.: Zur Wirkung der 2,4-Dichlorphenoxyessigsäure auf Gewebe und Stoffwechsel der Pflanzen. Höfchen-Briefe **6**, 236—287 (1951). — Hofmann, E., u. B. v. Schmeling: Zur Frage der Wirkung der 2,4-Dichlorphenoxyessigsäure auf den Stoffwechsel der Pflanzen. Z. Pflanzenbau u. Pflanzenschutz **3**, 264—271 (1952). — Holley, R. W., F. P. Boyle and D. B. Hand: Studies of the fate of radioactive 2,4-dichlorophenoxyacetic acid in bean plants. Arch. of Biochem. **27**, 143—151 (1950). Nach Ref. in Ber. wiss. Biol. **78**, 64. — Hurni, H.: Die Biosynthese von Aneurin in der höheren Pflanze. Z. Vitaminforsch. **15**, H. 3 (1944). — Kandler, O.: Über die Wirkung von 2,4-Dichlorphenoxyessigsäure, α-Naphthylessigsäure, Natriumfluorid und Vitamin B_1 auf den Stoffwechsel in vitro kultivierter Maiswurzeln. Planta (Berl.) **42**, 304—348 (1953). — Kasperlik, H.: Vergleichende physiologische Untersuchungen an 2,4-D-empfindlichen und -resistenten Pflanzen. Flora (Jena). (Im Druck.) — Linden, G.: Untersuchungen zur Wirkungsweise der 2,4-Dichlorphenoxyessigsäure (2,4-D). Diss. Hohenheim 1952. — Linser, H.: Unkrautbekämpfung auf hormonaler Basis. Bodenkultur **5**, 191—222

(1951). — Neely, W. B., C. D. Ball, C. L. Hamner and H. K. Sell: Effects of 2,4-D on the α- and β-amylase activity in the stems and leaves of red kidney bean plants. Science (Lancaster, Pa.) **111**, 118 (1950). — Neuberg, C., u. L. Karczag: Über zuckerfreie Hefegärungen. IV. Karboxylase, ein neues Enzym der Hefe. Biochem. Z. **36**, 68 (1911). — Ravazzoni, C.: Action of 2,4-D on the phosphate enzym system of plants. Ricerca sci. **19**, 376—377 (1949). Nach Ref. in Chem. Abstr. **43** (1949). — Robbins, W. J., and M. B. Schmidt: Growth of excised roots of the tomato. Bot. Gaz. **99**, 671—728 (1938). — Schopfer, W. H.: Vitamine und Wachstumsfaktoren bei den Mikroorganismen mit besonderer Berücksichtigung des Vitamins B_1. Erg. Biol. **16**, 1—172 (1939). — Schopfer, W. H., u. M. Guilloud: Recherches experimentales sur les facteurs de croissance et le pouvoir de synthèse de *Rhizopus Cohnii* Berl. et de Toni. Z. Vitaminforsch. **16**, 181—296 (1945). — Söding, H.: Die Wuchsstofflehre. Stuttgart 1952. — Stepp, W., J. Kühnau u. H. Schroeder: Die Vitamine und ihre klinische Anwendung, 7. Aufl. Stuttgart: Ferdinand Enke 1952. — White, Ph. R.: Potentially unlimited growth of excised tomato root tips in a liquid medium. Plant Physiol. **9**, 585—600 (1934). — Weintraub, R. L., and J. W. Brown: Translocation of exogenous growth-regulators in the bean seedling. Plant Physiol. **25**, 140—149 (1950). — Witsch, H. v.: Erfahrungen und Bemerkungen zum *Phycomyces*-Test auf Vitamin B_1. Arch. Mikrobiol. **14**, 99—107 (1948a). — Physiologischer Zustand und Wachstumsintensität bei *Chlorella*. Arch. Mikrobiol. **14**, 128—141 (1948b). — Witsch, H. v., u. A. Flügel: Praktische Erfahrungen mit dem *Phycomyces*-Test auf Vitamin B_1. Brauwissenschaft **1952**, H. 11, 185—188. — Physiologische Untersuchungen an Pflanzen mit erhöhtem Aneuringehalt. Flora (Jena) **140**, 534—550 (1953).

Prof. Dr. H. v. Witsch, Botanisches Institut
der Technischen Hochschule München-Weihenstephan.

Planta, Bd. 45, S. 273—288 (1955).

Aus dem Botanischen Institut der Universität Marburg a. d. Lahn.

PAPIERCHROMATOGRAPHISCHE UNTERSUCHUNGEN ÜBER DAS AUFTRETEN FREIER UND GEBUNDENER AMINOSÄUREN IN HÖHEREN PFLANZEN*.

Von

MARGARETE KESER.

(Eingegangen am 17. Januar 1955.)

I. Einleitung.

Im Zusammenhange mit Fragen des Eiweißumsatzes in Hefezellen (vgl. BOGEN und KESER 1954) erschien es wünschenswert, auch den Aminosäuregehalt höherer Pflanzen einer qualitativen Analyse zu unterziehen. Damit sollte nicht allein physiologisch vergleichbares Versuchsmaterial gewonnen, sondern auch die Brauchbarkeit extensiver papierchromatographischer Methoden für zellphysiologische Fragen geprüft werden. Untersucht wurden 5 verschiedene höhere Pflanzen, die unter wechselnden entwicklungs- und stoffwechselphysiologischen Bedingungen gehalten wurden: *Vicia faba*, meristematisches und ausdifferenziertes Gewebe; *Spirodela polyrrhiza*, Normal- und Hungerpflanzen; *Lemna minor* bei P-, K- und N-Mangel; *Helianthus annuus*, Hypokotylstücke mit und ohne Wuchsstoffbehandlung; schließlich *Spinacia oleracea*, Cytoplasma- und Chloroplasteneiweiß. Besonderer Wert wurde auf die Aufteilung der N-haltigen Zellstubstanz in 2 Fraktionen („Eiweiß" und „freie Aminosäuren") gelegt, da eine solche in der Mehrzahl der Veröffentlichungen, die zu Beginn der hier wiedergegebenen Versuche im Jahre 1950 bekannt waren, meist nicht vorgenommen worden ist.

II. Experimenteller Teil.

A. Versuchsmaterial.

Von den folgenden Pflanzen wurden untersucht:

a) Die mit Wasser oder 70%igem Alkohol extrahierbaren Aminosäuren (AS), im folgenden als Fraktion der freien Aminosäuren (FAS-Fraktion) bezeichnet.

b) Die Aminosäuren, die nach vollständiger Hydrolyse des Eiweißes auftreten (Eiweiß-Fraktion).

* Teil einer Dissertation der Philosophischen Fakultät der Universität Marburg a. d. Lahn. Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. H. J. BOGEN, verdanke ich die Anregung für diese Untersuchungen. Ganz besonders danke ich ihm für das rege Interesse und die stete Förderung, die er meiner Arbeit zuteil werden ließ.

Bei *Spinacia* wurde überdies durch fraktionierte Fällung (nach MENKE 1938) das Chloroplasteneiweiß vom Cytoplasmaeiweiß abgetrennt und gesondert analysiert.

Zur Untersuchung gelangten:

1. Bei *Spinacia oleracea*, Blätter (Sorten „Universal" und „König von Dänemark").

2. *Vicia faba*, Wurzeln (Sorten „Weiße Windsor" und „Rastatter Kleinkörnige") zur Untersuchung ausdifferenzierten und meristematischen Gewebes. Als meristematisches Gewebe fanden die Spitzen der Seitenwurzeln (0—2 mm), als ausdifferenziertes Gewebe der obere Teil der Hauptwurzeln (10 bis 40 mm von der Wurzelspitze entfernt) Verwendung. Alter der Pflanzen 13 Tage.

3. *Spirodela polyrrhiza*, ganze Pflanzen. Die „Hungerpflanzen" kultivierten wir im Gegensatz zu den Kontrollpflanzen 14—18 Tage bei 22° C in vollständiger Dunkelheit.

4. *Lemna minor*, ganze Pflanzen. a) Normalkulturen, b) Phosphormangelkulturen, c) Kaliummangelkulturen und d) Stickstoffmangelkulturen. *Lemna minor* wurde in sterilen Nährlösungen bei 1200 Lux und 20° C kultiviert. Die Nährlösung für die Normalpflanzen entsprach der von PIRSON u. SEIDEL (1950) angegebenen. In den Mangelkulturen betrug die Konzentration des Mangelelements jeweils $^1/_{100}$ der Konzentration in der Normallösung; die fehlenden Ionenmengen wurden wie folgt ersetzt: NO_3 und PO_4 durch Cl; K durch Na. Die verschiedenen Kulturen waren 18—20 Tage alt.

5. *Helianthus annuus*. Hypokotylstücke nach Einwirkung von β-Indolylessigsäure. 1,5 cm lange Hypokotylstücke von 5 Tage alten Pflänzchen wurden in wäßrige Lösung von β-Indolylessigsäure (10^{-6} g/l) eingelegt und 6 Std bei 25° C im Thermostaten gehalten, während die Kontrollstücke analog in Aqua bidest. behandelt wurden.

B. Verarbeitung des Pflanzenmaterials.

Die Zellen des gewaschenen Materials wurden im Homogenisator unter Eiskühlung aufgeschlossen.

1. Trennung der freien Aminosäuren (FAS-Fraktion) vom Eiweiß.

a) **Fällung durch Eisessig in der Hitze.** Das Homogenat wurde durch ein Kolliertuch gepreßt und durch kurzes Zentrifugieren von den Zellwandbestandteilen abgetrennt. Hieraus wurde die Eiweißfraktion durch Erhitzen im Wasserbad unter Zugabe von 1—3 Tropfen Eisessig ausgefällt und durch Zentrifugieren und Auswaschen von der löslichen, nicht coagulierbaren FAS-Fraktion abgetrennt. Letztere wurde i. V. zur Trockene eingedampft und nach Aufnahme mit 2—3 Tropfen Wasser zur Chromatographie verwendet.

In einigen Fällen wurde die Eisessigfällung fraktioniert: Zunächst Hitzecoagulation, dann Nachfällung unter Zugabe von Eisessig, wobei die Nachfällung weniger AS enthält als das hitzecoagulierte Eiweiß.

Zur Vereinfachung der Versuchstechnik konnte späterhin auf die mechanische Abtrennung der Zellwandbestandteile verzichtet werden, da sich zeigte, daß lediglich im Oxyprolingehalt Unterschiede auftraten.

b) **Alkoholauszug.** Hierbei wurden die Pflanzen nicht in Aqua bidest., sondern nach STEWARD und Mitarbeiter (1951) in 70%igem Alkohol (Endeffekt) homogenisiert. Durch Filtrieren wurde das Homogenat getrennt in Eiweißfraktion (einschließlich Gesamtrückstand) und FAS-Fraktion (Filtrat).

2. Säurehydrolyse.

Sowohl die Eiweißfraktion als auch die FAS-Fraktion wurden mit 20%iger HCl in Reagensgläsern eingeschmolzen und 24 Std bei 110°C hydrolysiert; bei der FAS-Fraktion sollten hierdurch niedere Peptide in ihre Komponenten aufgespalten werden. Eiweißhydrolysate, die den Gesamtrückstand des Pflanzenmaterials enthielten, mußten vor der chromatographischen Analyse filtriert werden. Die im Exsiccator zur Trockene eingedampften Hydrolysate können mit 1—2 Tropfen Wasser in maximaler Konzentration aufgenommen werden.

3. Entsalzung.

Da die Salzkonzentrationen der Pflanzenauszüge in den meisten Fällen bei der Chromatographie störend wirkten, entsalzten wir die Lösungen in einer Apparatur nach Decker (1950).

C. Papierchromatographie.

Die Papierchromatographie wurde 2-dimensional, sowohl absteigend nach Consden u. Mitarbeiter (1944), als auch aufsteigend nach Williams u. Kirby (1948) auf Whatman Nr. 1 und Schleicher und Schüll Nr. 2043a durchgeführt. ω-Aminosäuren konnten durch die Kupfercarbonatmethode von Crumpler u. Dent (1949) abgetrennt werden. Als Lösungsmittel dienten n-Butanol-Eisessig-Wasser im Verhältnis 2:1:1 unter Zugabe von 0,5% Harnstoff (1. Dimension) und „Collidin" (Collidin + Lutidin + Wasser nach Dent 1948). Bei der Kupfercarbonatmethode verwendeten wir für die 1. Dimension wassergesättigtes Phenol.

III. Versuchsergebnisse.

Die Chromatogramme der verschiedenen Fraktionen wurden qualitativ ausgewertet. Mengenunterschiede einzelner Aminosäure (AS), die sich aus der Fleckengröße und der Farbintensität ableiten lassen, wurden lediglich geschätzt und nur in einzelnen Fällen berücksichtigt. Die verschiedenen Versuchsreihen sind in Tabellen zusammengefaßt, in denen das Auftreten oder Fehlen der einzelnen AS durch Einzeichnen von + oder — eingetragen wurden. (+) und ((+)) zeigen an, daß die betreffende AS nicht immer bzw. in schwacher Konzentration auftritt, während ++ bedeutet, daß die AS in besonders hoher Konzentration vorliegt. In den Tabellen sind unter Nr. 1—26 die identifizierten AS jeweils in der gleichen Reihenfolge aufgeführt. Daran schließen sich die nicht identifizierten AS X1—X6 (X1 „Über-Taurin", X2 „Über-Threonin", X3 „Über-Cystin", X4 gelber Fleck in Valinhöhe, X5 gelber Fleck in Tyrosinhöhe und X6 orangegelber Fleck in Taurinhöhe), wofür zum Teil die in der Literatur gebräuchlichen Bezeichnungen nach der Lage im Chromatogramm verwendet wurden.

A. Spinacia oleracea.

1. Freie Aminosäuren (FAS-Fraktion), 2. Cytoplasma- und 3. Chloroplasteneiweiß (Tabelle 1).

Tabelle 1. *Spinacia oleracea, Aminosäuren.*

Nr.		Freie Aminosäuren FAS-Fraktion	Cytoplasma-eiweiß	Chloroplasten-eiweiß
1	Leucin	+	+	+
2	Phenylalanin	+	+	+
3	Tyrosin	+	+	+
4	Valin	+	+	+
5	Prolin	+	+	+
6	Alanin	+	+	+
7	Threonin	+	+	+
8	Glutaminsäure	+	+	+
9	Asparaginsäure	+	+	+
10	Glycin	+	+	+
11	Serin	+	+	+
12	Arginin	+	+	+
13	Lysin	+	+	+
14	Histidin	+	+	+
15	Methionin	((+))	+	+
16	Cystin	+	+	+
17	Oxyprolin	—	—	+
18	β-Alanin	+	—	—
19	Asparagin	+	—	—
20	Glutamin	+	—	—
21	γ-Aminobuttersäure	+	—	—
22	α-Aminobuttersäure	+	—	—
23	Tryptophan	—	—	—
24	Glutathion	(+)	—	—
25	Methioninsulfoxyd	—	—	((+))
26	Taurin	+	+	(+)
X1	„Über-Taurin“	—	—	—
X2	„Über-Threonin“	((+))	—	—
X3	„Über-Cystin“	—	(+)	(+)
X4	Gelber Fleck (Val.)	—	—	—
X5	Gelber Fleck (Tyr.)	—	—	—

1. Die FAS-Fraktion enthält 24 ninhydrinpositive Substanzen, von denen 22 als Aminosäuren identifiziert werden konnten, eine lag als Tripeptid (Glutathion Nr. 24) vor, und eine blieb unbekannt (X2 „Über-Threonin“). Die AS sind: Nr. 1 Leucin, Nr. 2 Phenylalanin, Nr. 3 Tyrosin, Nr. 4 Valin, Nr. 5 Prolin, Nr. 6 Alanin, Nr. 7 Threonin, Nr. 8 Glutaminsäure, Nr. 9 Asparaginsäure, Nr. 10 Glycin, Nr. 11 Serin, Nr. 12 Arginin, Nr. 13 Lysin, Nr. 14 Histidin, Nr. 15 Methionin, Nr. 16 Cystin, Nr. 18 β-Alanin, Nr. 19 Asparagin, Nr. 20 Glutamin, Nr. 21 γ-Aminobuttersäure (γ-ABS), Nr. 22 α-ABS, Nr. 24 Glutathion und Nr. 26 Taurin.

2. und 3. Cytoplasma- und Chloroplasteneiweiß. Der Unterschied in der qualitativen Zusammensetzung des Cytoplasma- und Chloroplasteneiweißes, welche durch fraktionierte Fällung mit n-/10 HCl nach MENKE (1938) getrennt wurden, ist sehr gering. Beide setzen sich aus den AS Nr. 1—16, Nr. 26 und X3 zusammen.

Im Chloroplasteneiweiß tritt zusätzlich Oxyprolin auf, ferner in sehr geringer Konzentration Methioninsulfoxyd, welches vermutlich bei der Aufarbeitung aus Methionin gebildet worden ist.

B. Vicia faba.

Unterschiede zwischen meristematischem (a) und ausdifferenziertem (b) Gewebe (Tabelle 2).

Tabelle 2. *Vicia faba.*
Aminosäuren in meristematischem und ausdifferenziertem Gewebe.

Nr.	Vicia faba	Freie AS		Eiweiß	
		meristematisches Gewebe	ausdifferenziertes Gewebe	meristematisches Gewebe	ausdifferenziertes Gewebe
1	Leucin	+	+	+	+
2	Phenylalanin	+	+	+	+
3	Tyrosin	+	+	+	+
4	Valin	+	+	+	+
5	Prolin	+	+	+	+
6	Alanin	+	+	+	+
7	Threonin	+	+	+	+
8	Glutaminsäure	+	+	+	+
9	Asparaginsäure	+	+	+	+
10	Glycin	+	+	+	+
11	Serin	+	+	+	+
12	Arginin	+	+	+	+
13	Lysin	+	+	+	+
14	Histidin	+	+	+	+
15	Methionin	—	—	+	+
16	Cystin	+	(+)	+	+
17	Oxyprolin	—	—	—	—
18	β-Alanin	+	+	—	—
19	Asparagin	+	++	—	—
20	Glutamin	+	(+)	—	—
21	γ-ABS	+	+	—	—
22	α-ABS	—	—	—	—
23	Tryptophan	+	+	—	—
24	Glutathion	+	(+)	—	—
25	Methioninsulfoxyd	—	—	(+)	(+)
26	Taurin	—	—	+	—
X1	„Über-Taurin“	—	—	—	—
X2	„Über-Threonin“	—	—	—	—
X3	„Über-Cystin“	—	—	(+)	—
X4	Gelber Fleck (Val.)	—	—	—	—
X5	Gelber Fleck (Tyr.)	++	++	—	—

1a) In der *FAS-Fraktion* vom meristematischen Gewebe wurden 21 AS und eine gelbe ninhydrinpositive Substanz in Nähe des Tyrosins gefunden (Nr. 1—14, Nr. 16, Nr. 18—21, Nr. 23, Nr. 24 und X5).

1b) *Die FAS-Fraktion des ausdifferenzierten* Gewebes unterscheidet sich qualitativ nicht vom meristematischen, in quantitativer Hinsicht

jedoch dadurch, daß die *Gesamtkonzentration aller AS größer* ist. Auffallend hoch ist die Konzentration von Asparagin, diejenige von Glutamin, Cystin und Glutathion relativ niedrig. Am deutlichsten ist das unterschiedliche Verhalten der beiden Amide. Während Glutamin im meristematischen Gewebe in höherer Konzentration auftritt, ist diese im ausdifferenzierten herabgesetzt; dafür ist ein starkes Anwachsen der Konzentration von Asparagin zu beobachten.

2a) Das *Eiweiß* des *meristematischen* Gewebes enthält außer den AS Nr. 1—16 und Nr. 25 noch vereinzelt Taurin (Nr. 26) und X3 („Über-Cystin"). Da nur das coagulierbare Eiweiß verarbeitet worden ist, tritt Oxyprolin (Nr. 17) sowohl beim meristematischen als auch beim ausdifferenzierten Eiweiß nicht auf (vgl. S. 274).

Tabelle 3. *Spirodela polyrrhiza, Aminosäuren in Normal- und Hungerpflanzen.*

Nr.	Spirodela polyrrhiza	Freie AS Hitzefällung + Eisessig		Freie AS Alkoholfällung		Eiweiß Hitzefällung + Eisessig		Eiweiß Alkoholfällung		Fällungsversuch „Hunger"	
		Normal	Hunger	Normal	Hunger	Normal	Hunger	Normal	Hunger	Hitzefällung	Nachfällung
1	Leucin	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
2	Phenylalanin	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
3	Tyrosin	(+)	+	(+)	+	+	+	+	+	+	+
4	Valin	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
5	Prolin	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
6	Alanin	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
7	Threonin	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
8	Glutaminsäure	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
9	Asparaginsäure	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
10	Glycin	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
11	Serin	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
12	Arginin	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
13	Lysin	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
14	Histidin	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
15	Methionin	—	+	—	+	+	(+)	+	(+)	+	—
16	Cystin	(+)	+	(+)	+	+	+	+	+	+	—
17	Oxyprolin	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—
18	β-Alanin	+	+	(+)	+	—	—	—	—	—	—
19	Asparagin	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—
20	Glutamin	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—
21	γ-ABS	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—
22	α-ABS	(+)	+	(+)	+	—	—	—	—	—	—
23	Tryptophan	+	(+)	+	(+)	—	—	—	—	—	—
24	Glutathion	(+)	+	(+)	+	—	—	—	—	—	—
25	Methioninsulfoxyd	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
26	Taurin	((+))	—	((+))	—	(+)	—	(+)	—	—	—
X1	„Über-Taurin"	—	—	—	—	—	(+)	—	(+)	(+)	—
X2	„Über-Threonin"	(+)	+	(+)	+	(+)	(+)	((+))	(+)	(+)	—
X3	„Über-Cystin"	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
X4	Gelber Fleck (Val.)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
X5	Gelber Fleck (Tyr.)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

2b) Das *Eiweiß* des *ausdifferenzierten* Gewebes setzt sich aus den gleichen AS zusammen wie dasjenige des meristematischen Gewebes, es fehlen lediglich Taurin und „Über-Cystin". In quantitativer Hinsicht enthält meristematisches Gewebe mehr Methionin.

C. Spirodela polyrrhiza.

Untersuchungen normal und in Dunkelheit kultivierter Pflanzen (Tabelle 3).

1. FAS-Fraktion. a) *Kontrollpflanzen.* Außer Oxyprolin (Nr. 17) und Methionin (Nr. 15) sind alle AS Nr. 1—24 und Nr. 26 sowie „Über-Threonin" vorhanden, Cystin und vor allem Tyrosin, Taurin und „Über-Threonin" allerdings in sehr geringer Konzentration.

b) *FAS-Fraktion der Hungerpflanzen.* Außer den normalerweise auftretenden AS findet sich bei den Hungerpflanzen Methionin. Die Konzentration von Cystin und β-Alanin ist höher als normal, während Taurin fehlt. Die Gesamtkonzentration der freien AS ist höher als bei den Kontrollpflanzen.

2. Eiweiß a) *Kontrollpflanzen.* Gefunden wurden Nr. 1—17, ferner in geringer Konzentration Nr. 26 (Taurin) und X2.

b) *Das Eiweiß der Hungerpflanzen* unterscheidet sich nur wenig vom normalen: Taurin, welches normal nur in schwacher Konzentration vorliegt, fehlt, dafür tritt regelmäßig ein unbekannter Fleck „Über-Taurin" (X1) auf. Nach Hitzefällung mit Eisessig fehlt Oxyprolin in Kontroll- und Hungerpflanzen, da hierbei der Gesamtrückstand nicht mitverarbeitet worden ist.

Fällungsversuche (diese Versuche wurden an Hungerpflanzen durchgeführt):

1. Hitzefällung ohne Eisessig. Das durch Hitze ausgefällte Eiweiß setzt sich qualitativ aus den gleichen AS zusammen wie das durch Hitze + Eisessig gefällte.

2. „Nachfällung" durch Zugabe von Eisessig zu der überstehenden Lösung nach Abzentrifugieren der Hitzefällung und nochmaligem Erhitzen. Die Nachfällung enthält anstatt der 18 AS der Hitzefällung nur 14 AS. Es fehlen Methionin, Cystin, „Über-Taurin" (X1) und „Über-Threonin" (X2).

3. Ausgepreßter Rückstand. Ein Hydrolysat des ausgepreßten Rückstandes enthält alle AS der Hitzefällung sowie Oxyprolin, das beim gefällten Eiweiß fehlt.

D. Lemna minor.

Normal-, Phosphor-, Kalium- und Stickstoff-Mangelkulturen (Tabelle 4).

Tabelle 4. *Lemna minor, Aminosäuren von Normal-, P-, K- und N-Mangelpflanzen.*

Nr.	Lemna minor	Freie Aminosäuren				Eiweiß			
		Kontroll-pflanzen	P-Mangel-pflanzen	K-Mangel-pflanzen	N-Mangel-pflanzen	Kontroll-pflanzen	P-Mangel-pflanzen	K-Mangel-pflanzen	N-Mangel-pflanzen
1	Leucin	+	+	+	+	+	+	+	+
2	Phenylalanin .	+	+	+	+	+	+	+	+
3	Tyrosin	+	+	+	+	+	+	+	+
4	Valin	+	+	+	+	+	+	+	+
5	Prolin	+	+	+	+	+	+	+	+
6	Alanin	+	+	+	+	+	+	+	+
7	Threonin . . .	+	+	+	+	+	+	+	+
8	Glutaminsäure .	+	+	+	+	+	+	+	+
9	Asparaginsäure .	+	+	+	+	+	+	+	+
10	Glycin	+	+	+	+	+	+	+	+
11	Serin	+	+	+	+	+	+	+	+
12	Arginin	+	+	+	+	+	+	+	+
13	Lysin	+	+	+	+	+	+	+	+
14	Histidin	+	+	+	+	+	+	+	+
15	Methionin . . .	((+))	+	(+)	(+)	+	+	+	−
16	Cystin.	+	+	+	(+)	+	(+)	+	(+)
17	Oxyprolin . . .	−	−	−	−	+	+	+	+
18	β-Alanin . . .	+	+	+	+	−	−	−	−
19	Asparagin . . .	++	++	++	(+)	−	−	−	−
20	Glutamin . . .	+	+	+	+	−	−	−	−
21	γ-ABS	(+)	+	(+)	+	−	−	−	−
22	α-ABS	((+))	(+)	+	(+)	−	−	−	−
23	Tryptophan . .	(+)	(+)	(+)	(+)	−	−	−	−
24	Glutathion. . .	(+)	(+)	(+)	−	−	−	−	−
25	Methionin-sulfoxyd . .	−	−	−	−	−	−	−	−
26	Taurin	−	−	−	−	−	−	−	−
X1	„Über-Taurin“ .	−	−	−	−	−	−	−	−
X2	„Über-Threonin‘	+	(+)	−	(+)	−	−	−	−
X3	„Über-Cystin“ .	−	−	−	−	+	−	+	−
X4	Gelber Fleck (Val.)	−	−	−	−	(+)	(+)	−	−
X5	Gelber Fleck (Tyr.) . . .	−	−	−	−	−	−	−	−
X6	Orangegelber Fleck	(+)	+	+	−	−	−	−	−

1. Alkoholauszüge (FAS-Fraktion). a) Der entsalzte Alkoholauszug *(Kontrolle)* enthält 25 ninhydrinpositive Substanzen: Die AS Nr. 1—16, 18—24 und die unbekannten X 2 „Über-Threonin“ und X 6, ein orangegelb gefärbter Fleck.

b) *P-Mangelpflanzen.* Ein qualitativer Unterschied gegenüber den Normal-Pflanzen besteht nicht. Quantitativ liegen Phenylalanin und Tyrosin in etwas geringerer Konzentration vor, während diejenige von Cystin und Methionin stärker ist.

c) Bei *K-Mangelpflanzen* findet sich ebenfalls kein qualitativer Unterschied. Die Konzentration von α-ABS liegt durchweg etwas höher als normal.

d) Bei *N-Mangelpflanzen* hingegen treten vor allem quantitativ ansehnliche Unterschiede auf. Außer X6 (orangegelber Fleck) enthalten diese Kulturen die gleichen AS wie die Kontrollpflanzen, *die Gesamtkonzentration der freien Aminosäuren liegt jedoch weit unter der normalen.* Besonders die Konzentration des Amids Asparagin, das normalerweise in größten Mengen auftritt, ist stark reduziert. Glutamin dagegen tritt stärker auf. Auch Phenylalanin, Tyrosin, sowie Cystin und Methionin ergeben nur schwache Ninhydrinreaktionen.

2. Eiweißfraktion. a) Das Eiweiß der *Normalpflanzen* setzt sich bei Verarbeitung des Gesamtrückstandes aus 19 ninhydrinpositiven Substanzen zusammen: den AS Nr. 1—17, dem nicht identifizierten X3 „Über-Cystin" und X4 (gelb gefärbter Fleck in Höhe des Valin).

b) Eiweiß der *P-Mangelpflanzen.* Außer „Über-Cystin" sind sämtliche normalerweise auftretenden AS nachgewiesen worden.

c) Das Eiweiß der *K-Mangelpflanzen* gleicht in seiner Zusammensetzung den Normalpflanzen.

Tabelle 5.

Helianthus annuus, Aminosäuren von Kontroll- und wuchsstoffbehandelten Pflanzen.

Nr.	Helianthus annuus	Freie Aminosäuren		Eiweiß	
		Kontrolle	behandelt	Kontrolle	behandelt
1	Leucin	+	+	+	+
2	Phenylalanin	+	+	+	+
3	Tyrosin	+	+	+	+
4	Valin	+	+	+	+
5	Prolin	+	+	+	+
6	Alanin	+	+	+	+
7	Threonin	+	+	+	+
8	Glutaminsäure	+	+	+	+
9	Asparaginsäure	+	+	+	+
10	Glycin	+	+	+	+
11	Serin	+	+	+	+
12	Arginin	+	+	+	+
13	Lysin	+	+	+	+
14	Histidin	+	+	+	+
15	Methionin	−	−	+	+
16	Cystin	+	+	+	+
17	Oxyprolin	−	−	+	+
18	β-Alanin	+	+	−	−
19	Asparagin	+	+	−	−
20	Glutamin	++	++	−	−
21	γ-ABS	+	(+)	−	−
22	α-ABS	+	(+)	−	−
23	Tryptophan	+	+	−	−
24	Glutathion	+	(+)	−	−
25	Methioninsulfoxyd	−	−	−	−
26	Taurin	−	−	−	−
X1	„Über-Taurin"	−	−	−	−
X2	„Über-Threonin"	−	−	−	−
X3	„Über-Cystin"	−	−	(+)	(+)
X4	Gelber Fleck (Val.)	−	−	−	−
X5	Gelber Fleck (Tyr.)	−	−	−	−

d) Eiweiß der *N-Mangelpflanzen*. Ein deutlicher Unterschied zu den Normalpflanzen ist durch das Fehlen des schwefelhaltigen Methionin und des „Über-Cystin" gegeben. Die Konzentration von Cystin ist stark reduziert.

E. Helianthus annuus.

Einfluß von Wuchsstoffbehandlung auf Hypokotylstücke (Tabelle 5).

1. Im Alkoholauszug (FAS-Fraktion) unterscheiden sich behandelte und unbehandelte Hypokotylstücke in qualitativer Hinsicht nicht; quantitativ ist jedoch eine starke Abnahme der Gesamtmenge der freien AS gegenüber der Kontrolle zu beobachten.

2. Eiweiß. Die AS-Zusammensetzung des Eiweißes ist bei wuchsstoffbehandelten und Kontrollpflanzen unverändert. Es enthält 18 AS: Nr. 1—17 und X3 („Über-Cystin").

IV. Besprechung der Ergebnisse.

1. Eiweißfraktion.

Die Chromatogramme der Eiweißfraktionen der untersuchten 5 Objekte zeichnen sich durch eine bemerkenswerte Gleichförmigkeit aus. In allen Fällen werden 17 Aminosäuren aufgefunden (Nr. 1—17), d. h.: Leucin (bei dem in sämtlichen Versuchen als Leucin bezeichneten Fleck war eine Trennung in Leucin und Isoleucin nicht möglich, die exaktere Bezeichnung müßte deshalb lauten Leucin und/oder Isoleucin), Phenylalanin, Tyrosin, Valin, Prolin, Alanin, Threonin, Glutaminsäure, Asparaginsäure, Glycin, Serin, Arginin, Lysin, Histidin, Methionin, Cystin und Oxyprolin. Tryptophan fehlt in allen Fällen, da es bei der sauren Eiweißhydrolyse zerstört wird. Ebenso konnten β-Alanin, α-Aminobuttersäure und γ-Aminobuttersäure nicht als Eiweißbestandteile nachgewiesen werden. Das entspricht den gleichlautenden Befunden von STEWARD u. Mitarbeitern (1947 und 1951) und STEWARD u. THOMPSON (1950).

Diese Aminosäuren Nr. 1—17 können ausnahmslos gut nachgewiesen werden. Sie sind in verschiedenen, aber doch relativ großen Mengen vorhanden; dabei sind auch die Mengenverhältnisse der Aminosäuren zueinander innerhalb dieser Fraktion nahezu die gleichen. Neben diesen konstant auftretenden 17 Aminosäuren wurden noch vereinzelt und in meist sehr geringen Mengen gefunden: Taurin bei *Spinacia*, *Vicia* und *Spirodela*; „Über-Cystin" (X3) bei allen Objekten außer *Spirodela*; die unbekannten Aminosäuren X1, X2 und X4 wurden je 1mal bei *Spirodela* (X1 und X4) und *Lemna* (X2) entdeckt. Das bei *Vicia* nachgewiesene Methioninsulfoxyd dürfte sich während der Verarbeitung aus Methionin gebildet haben.

Bei den geringen Mengen dieser Aminosäuren scheint es nicht gerechtfertigt, aus dem einzelnen Auftreten auf grundsätzliche Unter-

schiede in der Eiweißzusammensetzung zu schließen. Wahrscheinlich sind die fraglichen Aminosäuren in allen Objekten vorhanden, aber vereinzelt in noch geringerer Menge, so daß sie sich dem Nachweis gerade eben entziehen.

Unsere Ergebnisse stimmen vollkommen überein mit den inzwischen publizierten Arbeiten von FOWDEN (1951) (Eiweißhydrolysate von *Chlorella* und *Anabaena)* und STEWARD u. Mitarbeitern (1951) (Eiweiß von *Medicago sativa*). Letztere konnten allerdings kein Histidin nachweisen. ALLSOPP (1948) fand in Eiweißhydrolysaten von *Dryopteris* und *Equisetum* außer Oxyprolin alle von uns überall aufgefundenen Aminosäuren (Histidin und Cystin jedoch in sehr schwacher Konzentration). MORGAN (1952) fand 10—12 der hier gefundenen Aminosäuren in Bohnenwurzeln.

Diese Uniformität in der chemischen Zusammensetzung ist nicht überraschend; die Spezifität der Eiweißkörper beruht einmal auf der Anordnung der einzelnen Aminosäuren entlang der Polypeptidkette, zum zweiten aber auf der Faltung der Polypeptidketten (HAUROWITZ 1952). Diese Faktoren werden durch die unumgängliche Hydrolyse vernichtet, und es muß ein Gemisch aller verschiedenen Aminsosäuren resultieren. Chromatographische Untersuchungen scheinen also nicht geeignet, Struktureigentümlichkeiten aufzufinden; auf der anderen Seite sind die hier vorgelegten Ergebnisse im Einklang mit den gegenwärtigen Anschauungen über die Ursachen der Spezifität der Eiweißkörper. Um so überraschender ist es, wenn eine AS wie Methionin in diesem Gemisch fehlt, wie die z. B. bei *Lemna minor* im Stickstoffmangel oder bei Hefe nach Färbung mit Acridinorange (BOGEN und KESER 1954) der Fall ist. (Vgl. auch dazu die Fällungsversuche mit *Spirodela*-Hungerpflanzen.)

2. FAS-Fraktion.

Ähnlich verhält es sich mit der Fraktion der freien Aminosäuren. Hier treten zunächst sämtliche Aminosäuren der Eiweißhydrolysate auf. Eine Ausnahme machen 1. Methionin, das vermutlich in zu geringer Konzentration vorhanden ist, und 2. Oxyprolin, welches auch von anderen Autoren, STEWARD u. THOMPSON (1950, S. 249) und STEWARD u. Mitarbeitern (1951), nicht frei gefunden wurde. Neu hinzu treten in allen Fällen β-Alanin, γ-Aminobuttersäure (γ-ABS), α-Aminobuttersäure (α-ABS), Glutamin, Asparagin und das Tripeptid Glutathion. Taurin wurde bei den gleichen 3 Objekten gefunden, bei denen es auch im Eiweißhydrolysat auftritt; ferner bei 3 Objekten „Über-Threonin" und die unbekannten, mit Ninhydrin gelb bis orangegelb gefärbten Substanzen X4, X5, und X6. Keine der unbekannten Substanzen konnte als Peptid identifiziert werden.

Unsere Versuchsergebnisse stimmen im wesentlichen überein mit der Mehrzahl der chromatographischen Veröffentlichungen in der englischen und amerikanischen Literatur. Hierbei sollen nur die Arbeiten von DENT, STEPKA u. STEWARD (1947), STEWARD u. THOMPSON (1950), FOWDEN (1951), STEWARD u. Mitarbeitern (1951) und HULME u. ARTHINGTON (1952) erwähnt werden, die übereinstimmend in den verschiedensten Pflanzen 17—24 Aminosäuren frei vorkommend nachgewiesen haben. Die von STEWARD u. THOMPSON (1950) veröffentlichte Arbeit zeigt eine kartographische Zusammenstellung mit insgesamt 48 ninhydrinpositiven Substanzen, welche bis zu diesem Zeitpunkt in den verschiedensten Pflanzen nachgewiesen wurden. Hiervon sind 23 mit bereits bekannten Aminosäuren identisch, der Rest ist unbekannt.

Andere Autoren haben bis in die neueste Zeit in den verschiedensten Pflanzen nur wenige freie Aminosäuren gefunden: ALLSOPP (1948), REED (1950), KANDLER (1951 und 1953), DECKER (1952) u. a. Da es sich in diesen Fällen regelmäßig um diejenigen Aminosäuren handelt, die in unseren Chromatogrammen durchweg in höchster Konzentration auftraten oder die empfindlichsten Nachweismöglichkeiten besitzen — Glutamin, Asparagin, Alanin, Serin, Valin, Asparaginsäure und Glutaminsäure (KANDLER 1951) —, erscheint der Schluß gerechtfertigt, daß die betreffenden Autoren von zu geringen Substanzmengen ausgegangen sind.

Der Vergleich der einzelnen Objekte untereinander führt somit zu dem Ergebnis, daß sowohl hinsichtlich der freien Aminosäuren wie auch der qualitativen Aminosäure-Zusammensetzung der Proteine keine nennenswerten Unterschiede vorliegen.

Es erhob sich nun die Frage, ob die hier aufgefundene relative Konstanz der Zusammensetzung freier und gebundener Aminosäuren auch unter veränderten Umweltsbedingungen zu beobachten ist, insbesondere solchen, die für den Eiweißstoffwechsel von entscheidender Bedeutung sind. Zu diesem Zweck haben wir die Aminosäure-Fraktionen verschiedener Pflanzen und Pflanzenorgane bei Mangelernährung, im Hungerzustand und nach Wuchsstoffbehandlung studiert.

Besprechung der einzelnen Objekte.

1. Spinacia oleracea, Cytoplasma- und Chloroplasteneiweiß.

Das Chloroplasteneiweiß unterscheidet sich vom Cytoplasmaeiweiß durch das Auftreten von *Oxyprolin*. Danach scheint oxyprolinhaltiges Eiweiß eine Eigentümlichkeit der Chloroplasten zu sein. Ähnlich dürfte es sich bei anderen hier untersuchten Objekten verhalten: Bei Fällung des Eiweißes aus den vorzentrifugierten Preßsäften tritt Oxyprolin niemals auf, jedoch immer bei Verarbeitung des *Gesamt-*

Rückstandes aus *Spirodela*, *Lemna* und *Helianthus*, d. h. wenn die Preßrückstände mitverarbeitet wurden.

Steward u. Mitarbeiter (1951) haben in ähnlicher Weise Oxyprolin nur in einer wasser-, alkohol- und säureunlöslichen Eiweißfraktion von *Medicago sativa* nachgewiesen. Demnach scheint Oxyprolin im sog. „Struktur-Eiweiß" aufzutreten. Yemm u. Folkes (1953) fanden als einzigen Unterschied zwischen Chloroplasten- und Cytoplasma-Eiweiß Schwankungen des Gehaltes an Lysin; Oxyprolin wurde von diesen Autoren nicht nachgewiesen.

2. Vicia faba. Meristematisches und ausdifferenziertes Gewebe.

Die Eiweißfraktionen beider Gewebearten zeigen qualitativ keine Unterschiede. Daß Taurin und „Über-Cystin" im ausdifferenzierten Gewebe fehlt, während es im meristematischen Gewebe auftritt, ist nicht als signifikanter Unterschied zu werten, denn beide AS fanden sich dort nur in 2 Chromatogrammen und dürften deshalb in minimaler Konzentration vorgelegen haben.

Auch die FAS-Fraktionen sind qualitativ nicht unterschieden, wohl aber scheinen quantitative Differenzen zu bestehen. In Übereinstimmung mit Dent u. Mitarbeitern (1947) und im Gegensatz zu Allsopp (1948) wurde festgestellt, daß die Gesamtkonzentration der freien, löslichen Aminosäuren im meristematischen Gewebe niedriger ist als im ausdifferenzierten, was durch den fortlaufenden Bedarf von „Baumaterial" für die gesteigerte Proteinsynthese verständlich ist. Auffallend sind ferner die Konzentrationsdifferenzen der beiden Amide Asparagin und Glutamin. Die Konzentration von Asparagin ist im ausdifferenzierten Gewebe außerordentlich hoch, die von Glutamin relativ niedrig; beim meristematischen Gewebe ist das Verhältnis gerade umgekehrt. Dies kann als Bestätigung der von Steward und Thompson (1952) geäußerten Ansicht gelten, das Glutamin wirke als aktives Amid bei der Eiweißsynthese, während Asparagin eher als Reserve für den aus dem Eiweißabbau stammenden N anzusehen sei.

3. Spirodela polyrrhiza, Hungerstoffwechsel.

In der *Eiweißfraktion* besteht zwischen dem Eiweiß der Normal- und dem der Hungerpflanzen kein wesentlicher Unterschied. Taurin, welches normal in schwacher Konzentration auftritt, fehlt im Eiweiß der Hungerpflanzen. Dafür tritt regelmäßig eine unbekannte ninhydrinpositive Substanz auf, „Über-Taurin". Diese könnte ihrer Lage nach Cysteinsäure sein. Das Auftreten von Cysteinsäure hätte eine besondere Bedeutung, weil sie das Carboxylierungsprodukt von Taurin ist und möglicherweise ein Glied in der Umwandlungskette der S-haltigen Aminosäuren darstellt. Auch Homocysteinsäure, die bei der

Verarbeitung des Materials aus Homocystein entstanden sein könnte, nimmt diese Position ein.

FAS-Fraktion. Im Gegensatz zu den Kontrollpflanzen ist Methionin im Hungerzustand stets zu finden. Die Konzentration von Cystin und β-Alanin ist höher als normal; die S-haltigen Aminosäuren zeigen also ein deutliches Anwachsen im Hungerzustand, während das ebenfalls S-haltige Taurin zu diesem Zeitpunkt verschwindet. Ebenso scheint das gleichzeitige Anwachsen der Konzentration von β-Alanin bedeutungsvoll zu sein. β-Alanin, das nicht in das Eiweiß eingebaut wird, ist allgemein nur als Bestandteil der Pantothensäure bekannt. Seit den Untersuchungen von KAPLAN u. LIPMAN sowie NOVELLI und Mitarbeitern scheint erwiesen, daß ein großer Prozentsatz dieses Vitamins an das Coenzym A gebunden vorliegt. Nach unseren Ergebnissen muß also im Hungerzustand ein Teil dieses Coenzyms A bis zum β-Alanin abgebaut werden.

Methionin scheint im Hungerzustand für Transmethylierungen gebraucht zu werden oder in Gestalt des „aktivierten" Methionins (CANTONI 1951) als Energielieferant zu fungieren, da nach CANTONI Methionin in gereinigten Leberpräparaten die Spaltung von ATP fördert.

Fällungsversuche. Die Hitzefällung von *Spirodela*-Hungerpflanzen enthält 18 Aminosäuren, während nach Abzentrifugieren des hitzekoagulierten Eiweißes durch Zugabe von Essigsäure und nochmaliges Erhitzen weiteres Eiweiß (Nachfällung) ausfällt, das nur 14 Aminosäuren enthält. Es scheint sich also um eine unterschiedliche Eiweißfraktion zu handeln, deren IEP im stärker sauren Bereich liegt. SINGER u. Mitarbeiter (1952) haben aus Pflanzen 5 verschiedener Familien eine Proteinfraktion isoliert, die ein homogenes Protein darstellt, in schwachsaurem Medium (p_H 6) gefällt wird und 23—50% des gesamten Cytoplasmaproteins ausmacht. SINGER u. Mitarbeiter nehmen an, daß es sich um ein Nucleoprotein mit etwa 5—15% Nucleinsäuren handelt. Eine Übereinstimmung dieser Proteinfraktion mit unserer Nachfällung ist möglich.

4. Lemna minor. Phosphor-, Kalium- und Stickstoff-Mangelernährung.

Eiweiß und freie Aminosäuren von P- und K-Mangelpflanzen zeigen beide keine auffallende Differenz gegenüber den Kontrollpflanzen. P- oder K-Mangel scheint mithin ohne bedeutenden Einfluß auf die Aminosäuregarnitur der Zelle zu sein.

Hingegen ergaben sich bei den im *N-Mangel* kultivierten Pflanzen deutliche Unterschiede:

Im Eiweiß fehlt im Gegensatz zu den Kontrollen die S-haltige Aminosäure Methionin sowie „Über-Cystin"; die Konzentration des

Cystin ist erheblich reduziert. Bei „Über-Cystin", das sowohl in *Lemna*-Kontrollpflanzen, als auch in verschiedenen anderen Pflanzen (*Vicia, Spinacia, Helianthus* und Hefe) auftritt, könnte es sich nach seiner Lage im Chromatogramm um Cystathionin handeln — eine sichere Identifizierung war allerdings nicht möglich. Damit würde den N-Mangelpflanzen eine weitere S-haltige Aminosäure fehlen.

Die *FAS-Fraktionen* unterscheiden sich vor allem in *quantitativer Hinsicht*. Die Gesamtkonzentration der löslichen Aminosäuren ist bei N-Mangel erheblich reduziert. Asparagin, das normalerweise in sehr großer Menge vorhanden ist, ergibt eine gerade noch sichtbare Ninhydrinreaktion. Eine Abnahme der löslichen N-Fraktion bei N-Mangel wird auch von KANDLER (1951) beschrieben. Da praktisch keine neuen Aminosäuren synthetisiert werden können, wird der größte Teil der freien Aminosäuren zur Bildung des notwendigen Eiweißes verbraucht, wodurch auch die starke Abnahme des Asparagins und die leichte Zunahme des Glutamins zu erklären ist (vgl. S. 285).

5. Helianthus annuus, Wuchsstoffbehandlung.

Die wuchsstoffbehandelten Hypokotylstücke, die sich gegenüber den unbehandelten Kontrollstücken deutlich gestreckt haben, unterscheiden sich qualitativ weder in der Eiweißzusammensetzung noch in der freien Aminosäurefraktion.

Dagegen nimmt die Menge aller freien Aminosäuren erheblich ab. Dieses stimmt mit den neueren Ansichten über das Streckungswachstum überein, das nicht in einer bloßen Wasseraufnahme besteht, sondern von einer umfangreichen Proteinsynthese begleitet ist (FREY-WYSSLING 1948 und 1952, BROWN u. Mitarbeiter 1952).

Zusammenfassung.

1. Mit Hilfe der Papierchromatographie wurden die freien, löslichen Aminosäuren und die Eiweißbausteine von *Spinacia oleracea, Vicia faba, Spirodela polyrrhiza, Lemna minor* und *Helianthus annuus* bestimmt. Obwohl die untersuchten Pflanzen sich nach Art und Differenzierung erheblich unterscheiden, stimmen die Aminosäurefraktionen weitgehend überein.

2. Cytoplasma- und Chloroplasteneiweiß *(Spinacia oleracea)* sind durch das Auftreten von Oxyprolin im Chloroplasteneiweiß unterschieden.

3. Meristematische und ausdifferenzierte Gewebe *(Vicia faba)* zeigen nur quantitative Unterschiede der freien Aminosäuren. Die Gesamtmenge der freien Aminosäuren ist im meristematischen Gewebe wesentlich niedriger als im ausdifferenzierten. Die Amide Glutamin und Asparagin zeigen diesen Unterschied am deutlichsten und verhalten sich hinsichtlich ihrer Konzentration alternierend.

4. Unter einschneidenden Änderungen der Umweltsbedingungen — Mangelernährung, Hunger und Einwirkung von Wuchsstoffen — treten entweder quantitative oder qualitative Veränderungen auf, die jedoch in der Hauptsache nur die Fraktion der freien Aminosäuren betreffen.

5. Der Eiweißstoffwechsel von Pflanzen im Hungerzustand *(Spirodela polyrrhiza)* zeichnet sich durch eine signifikante Erhöhung sämtlicher frei vorkommender Aminosäuren aus. Methionin erscheint erstmals als freie Aminosäure. Die Proteine von *Spirodela polyrrhiza* „Hungerpflanzen" bestehen aus 2 verschiedenen Eiweißfraktionen, die sich im IEP und in der Aminosäurezusammensetzung unterscheiden.

6. P- und K-Mangel *(Lemna minor)* sind ohne Einfluß auf Qualität und Quantität der freien und gebundenen Aminosäuren. Dagegen führt N-Mangel zu einer starken Abnahme sämtlicher freien Aminosäuren. Die Aminosäuregarnitur der Proteine ist um 3 Aminosäuren vermindert.

7. Nach Behandlung mit β-Indolylessigsäure tritt bei Hypokotylstücken *(Helianthus annuus)* zwar keine qualitative Änderung der Aminosäurezusammensetzung auf, wohl aber eine erhebliche mengenmäßige Verminderung.

Literatur.

Allsopp, A.: Nature (Lond.) **161**, 833—835 (1948). — Bogen, H. J., u. M. Keser: Physiol. Plantarum (Copenh.) **7**, 446—462 (1954). — Brown, R., W. S. Reith and E. Robinson: Symposia Soc. Exper. Biol. **6**, 329—347 (1952). — Cantoni, G. L.: J. of Biol. Chem. **189**, 745—754 (1951). — Consden, R., A. H. Gordon and A. J. P. Martin: Biochemic. J. **38**, 224—232 (1944). — Crumpler, R. H., and C. E. Dent: Nature (Lond.) **164**, 441—442 (1949). — Decker, P.: Chemiker-Ztg. **74**, 268—269 (1950). — Z. Lebensmittelunters. **94**, 116 (1952). — Dent, C. E.:Biochemic. J. **43**, 169—180 (1948). — Dent, C. E., W. Stepka and F. C. Steward: Nature (Lond.) **160**, 682—683 (1947). — Fowden, L.: Nature (Lond.) **167**, 1030—1031 (1951). — Frey-Wyssling, A.: Growth **12**, Suppl., 151—169 (1948). — Symposia, Soc. Exper. Biol. **6**, 321—328 (1952). — Haurowitz, N. H.: Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc. **27**, 247—280 (1952). — Hulme, A. C., and W. Arthington: Nature (Lond.) **170**, 659—660 (1952). — Kandler, O.: Z. Naturforsch. **6b**, 437—445 (1951). — Kandler, O., u. A. Vieregg: Planta (Berl.) **41**, 613—641 (1953). — Kaplan, N. O., and F. Lipman: J. of Biol. Chem. **174**, 37—44 (1948). — Menke, W.: Z. Bot. **32**, 273—295 (1938). — Morgan, C.: Unveröffentlicht. Zit. nach Brown u. Mitarb. — Novelli, D., N. O. Kaplan and F. Lipman: J. of Biol. Chem. **177**, 97—107 (1949). — Pirson, A., u. F. Seidel: Planta (Berl.) **38**, 431—473 (1950). — Reed, L. J.: J. of Biol. Chem. **183**, 451—458 (1950). — Singer, S. I., L. Eggman, J. M. Campbell and S. G. Wildman: J. of Biol. Chem. **179**, 233—239 (1952). — Steward, F. C., and J. F. Thompson: Annual Rev. Plant Physiol. **1**, 233—264 (1950). — Nature (Lond.) **169**, 739—742 (1952). — Steward, F. C., J. F. Thompson, K. Millar, M. D. Thomas and R. H. Hendricks: Plant Physiol. **26**, 123—135 (1951). — Virtanen, A. J., and J. K. Miettinen: Biochim. et Biophysica Acta **12**, 181—187 (1953). — Williams, R. J., and H. Kirby: Science (Lancaster, Pa.) **107**, 481—483 (1948). — Yemm, E. W., and B. F. Folkes: Biochemic. J. **55**, 700—717 (1953).

Dr. Margarete Keser, Freiburg i. Br., Haydnstr. 29.

Planta, Bd. 45, S. 289—306 (1955).

Aus dem Botanischen Institut der Universität München.

ÜBER DIE ABHÄNGIGKEIT DES SYNTHETISCHEN WIRKUNGSGRADES IN VITRO KULTIVIERTER EMBRYONEN VON VERSCHIEDENEN AUSSENFAKTOREN.

Von

OTTO KANDLER und EUGEN FINK.

Mit 8 Textabbildungen.

(Eingegangen am 5. Januar 1955.)

Einleitung.

Seitdem HANNIG (1904) zum erstenmal in größerem Umfang isolierte Embryonen in Kultur nahm, wurden in vitro kultivierte Embryonen zu Untersuchungen verschiedenster Probleme herangezogen (vgl. CROCKER und BARTON 1953, RAPPAPORT 1954). Allerdings liegen kaum Arbeiten vor, die einen Einblick in das Stoffwechselgeschehen der heranwachsenden Embryonen geben können. Wie kürzlich (KANDLER 1953a) gezeigt werden konnte, eignen sich sowohl sterile Organ- als auch Embryokulturen ausgezeichnet dazu, Bilanzversuche auszuführen. Als Maß für die Verwertung der Kohlenstoffquelle diente dabei der als „Synthetischer Wirkungsgrad" bezeichnete Quotient „Assimilierte Glucose/Veratmete Glucose". Diese Zahl gibt an, wie viele Mole Glucose zu körpereigener Substanz eingebaut wurden, wenn ein Mol Glucose zu CO_2 und Wasser veratmet worden ist. Dabei ist natürlich nur an das Kohlenstoffgerüst der Glucose gedacht.

Während bei den bisherigen Versuchen nur Maisembryonen unter einer Standardbedingung untersucht worden sind, sollte nunmehr versucht werden die Abhängigkeit des synthetischen Wirkungsgrades (SW) von verschiedenen Faktoren aufzuzeigen. Bei Mikroorganismen, die seit der Untersuchung durch PFEFFER (1895) in bezug auf ihre synthetische Leistungsfähigkeit erheblich gründlicher untersucht sind, hat in neuerer Zeit vor allen Dingen KAUFMANN (1952) zeigen können, daß die Substratausnützung je nach den Kulturbedingungen recht unterschiedlich sein kann. Ähnliche Untersuchungen liegen für höhere Pflanzen bisher nicht vor. An einem methodisch besonders günstigen Objekt soll daher in vorliegender Arbeit die Abhängigkeit des SW vom Alter der Samen, von der Kulturdauer, der Bebrütungstemperatur, der Mineralstoffernährung und der Wuchsstoffzufuhr dargestellt werden.

Material und Methodik.

Die Hauptversuche wurden mit sterilen Fraxinusembryonen (*Fraxinus excelsior* var. *pendula* Ait.) ausgeführt. Die sterile Präparation der

Embryonen war verhältnismäßig einfach. Dem jungen, noch nicht ganz ausgereiften Nüßchen wurde mit einer sterilen Pinzette die Flughaut abgezogen und mit sanftem Druck einer Flachzange der Embryo aus dem Endosperm herausgequetscht. Je 2 Embryonen wurden dann in die 10 cm³ Nährlösung enthaltenden Kulturgefäße (50 cm³ Erlenmeyer-Kölbchen) übertragen. Bei älteren Samen war die Samenschale so verhärtet, daß ein 5tägiges Einweichen vor der sonst gleichartigen Präparation notwendig war. In diesen Fällen wurden die Samen auch durch 25minütiges Einlegen in konzentriertes Bromwasser sterilisiert. Die Ausbeute an sterilen Embryonen betrug bei diesem Verfahren mehr als 90%.

Tabelle 1. *Zusammensetzung der verschiedenen Nährlösungen.* Alle Angaben in mg/Liter.

M	Normal	Ca-Mangel	Mg-Mangel	K-Mangel	NO_3-Mangel
$CaCl$	—	—	—	—	100
$MgSO_4$ . . .	360	—	—	—	360
$Ca(NO_3)_2$ . .	200	—	200	200	—
Na_2SO_4 . . .	200	200	200	200	—
KNO_3	580	580	580	—	—
KCl	65	65	65	—	65
KH_2PO_4 . . .	16	16	16	—	16
$Fe_2(SO_4)_3$ . .	Spur	Spur	Spur	Spur	Spur
$Mg(NO_3)_2$ . .	—	217	—	736	—
NaH_2PO_4 . .	—	—	—	18,3	—
$NaCl$	—	—	—	50,1	—
NH_4Cl	—	—	—	—	91
$(NH_4)_2SO_4$ . .	—	—	—	—	380
p_H	5,11	5,35	5,23	5,10	5,43

Allgemein wurde die Nährlösung nach White (1943) verwendet. Sie hatte folgende Zusammensetzung: 1000 cm³ Aqua bidest., 360 mg $MgSO_4 + 7\ H_2O$, 200 mg $Ca(NO_3)_2 + 4\ H_2O$, 200 mg Na_2SO_4, 580 mg KNO_3, 65 mg KCl, 16 mg KH_2PO_4, Spur $Fe_2(SO_3)_3$, 1 cm³ Hoaglandsche AZ-Lösung, 10 g Glucose. Der p_H-Wert dieser Lösung beträgt 5,2—5,3. Für die Versuche über Mineralsalzmangelerscheinungen konnten die in der Literatur angegebenen Lösungen (Schropp 1951) nicht benützt werden, das sie alle keine klaren Lösungen, die für unsere Versuchsanstellung notwendig waren, ergaben. Es wurden daher auf der Grundlage der oben angeführten Nährlösung analoge Mangellösungen zusammengestellt, deren Zusammensetzung Tabelle 1 wiedergibt.

Die einzelnen Nährsalze wurden in 20facher Konzentration gelöst und in Glasschlifflaschen im Dunkeln aufbewahrt. Erst kurz vor Gebrauch der vollen Nährlösung wurden die nötigen Mengen zusammengegeben und entsprechend verdünnt. Die Sterilisation der Nährlösung erfolgte im Autoklaven bei 120° C (25 min).

Zur Anzucht der Embryonen wurden die Kulturgefäße auf eine Schüttelmaschine (50 Schwingungen/min) gestellt, die sich in der Klimakammer bei einer Temperatur von 27° C befand. Für die Versuche über die Temperaturabhängigkeit stand ein Stufenthermostat zur Verfügung.

Die Aufarbeitung des Materials erfolgte in folgendem Arbeitsgang: die Embryonen wurden den Kulturgefäßen entnommen, in dest. Wasser abgespült und in die Atmungströge der Warburg-Apparatur übertragen. Die Atmungsmessung erfolgte nach der manometrischen Methode (vgl. Dixon 1951), wobei in den Gefäßen jeweils 3 cm³ entsprechender Nährlösung waren. Um den respiratorischen Quotienten ($RQ = CO_2/O_2$) bestimmen zu können, wurde in der ersten Stunde das entstehende CO_2 nicht absorbiert und erst nach dieser Zeit KOH als Absorbens

zugesetzt. Unter der Voraussetzung, daß die Atmung in den 2 aufeinanderfolgenden Stunden konstant ist, ergibt sich dann die Beziehung

$$RQ = \frac{(h_1 - h_2)\, K_{CO_2}}{h_2\, K_{O_2}}, \qquad \begin{array}{l} h = \text{Druckdifferenz der 1. oder 2. Std,} \\ K = \text{Gefäßkonstante für } CO_2 \text{ bzw. } O_2. \end{array}$$

Nach der Atmungsmessung wurden die Embryonen in Wägegläschen 24 Std bei 105° C getrocknet und nach Bestimmung des Trockengewichts der Stickstoffbestimmung (Mikrokjeldahlverfahren, vgl. KLEIN 1931) unterworfen. Aus der restlichen Nährlösung und den vereinigten Waschwässern wurde die Restglucose nach BERTRAND (vgl. BERTHO und GRASSMANN 1936) bestimmt. Die Anfangsglucose wurde aus 3 nicht mit Embryonen, aber sonst gleich beschickten Kulturgefäßen bestimmt. Die Differenz dieser Werte ergab die während des Wachstums verbrauchte Glucose. Da die Kultur stets im Dunkeln erfolgte, läßt sich aus Trockengewichtszunahme und Glucoseverbrauch in der früher (KANDLER 1953a) eingehend beschriebenen Weise der Anteil an assimilierter und veratmeter Glucose und damit der SW berechnen.

Trotz Verwendung möglichst einheitlichen Samenmaterials (alle Samen vom gleichen Baum gleichzeitig geerntet) und einheitlicher Versuchsbedingungen traten mehr oder weniger große Schwankungen in den Ergebnissen auf, die durch zahlreiche Parallelproben und statistische Behandlung des Zahlenmaterials ausgeglichen werden mußten. Die Anwendung des graphischen Verfahrens nach LODE (1948) gestattete die Eliminierung aller Werte, die nicht der GAUSSschen Häufigkeitsverteilung entsprachen (vgl. KANDLER und VIEREGG 1953). Aus den übrigen Zahlen wurde der Mittelwert (M), die Streuung der Einzelwerte $\left(\sigma = \pm \sqrt{\frac{\Sigma d^2}{n-1}}\right)$ die Streuung des Mittelwertes $\left(m = \frac{\sigma}{\sqrt{n}}\right)$ und die Streuung der Differenz zwischen Kontrolle und Varianten $(\sigma_{Diff} = \sqrt{m_1^2 + m_2^2})$ berechnet. In den Tabellen sind diese Daten jeweils aufgeführt. Außerdem enthält die letzte Spalte noch den Wahrscheinlichkeitsgrad der Differenzen, wobei immer nur die Grenzwerte für 99%, 95% usw. berechnet und der überschrittene Wahrscheinlichkeitsgrad angegeben wurde. Die Berechnung der Wahrscheinlichkeit erfolgte nach dem t-Test (vgl. WEBER 1948).

Versuchsergebnisse.

A. Versuche mit Embryonen verschiedener Pflanzen.

Zunächst mußte nach einem Versuchsobjekt gesucht werden, das für die Bestimmung des SW besonders günstig ist. Die Samen sollten in möglichst großer Menge von einheitlicher Herkunft jederzeit zur Verfügung stehen, weshalb vorwiegend Nutzpflanzen in die engere Wahl gezogen wurden. Ferner müssen sich die Samen leicht sterilisieren lassen und die Keimdauer darf nicht zu lang sein, um eine möglichst rasche Versuchsfolge zu ermöglichen. Für die Genauigkeit der Berechnung des SW ist es besonders wichtig, daß das Ausgangstrockengewicht genau bestimmt werden kann. Dies ist nur möglich, wenn sich die Embryonen leicht vom Nährgewebe lösen und relativ klein sind, so daß die absoluten individuellen Unterschiede ebenfalls klein sind. Weiterhin soll der Zuwachs in nicht zu langer Kulturdauer wenigstens 300% und

absolut mindestens 10 mg betragen. Unter Berücksichtigung dieser Gesichtspunkte wurden 9 verschiedene Arten (Tomate, Stechapfel, Lein, Erbse, Mais, Radieschen, Kresse, Spargel, Esche) untersucht.

Als Desinfektionsmittel wurde allgemein Bromwasser benützt, da sich Chlorkalk und Chloramin als zu schwach erwiesen und bei Sublimat während des not-

Tabelle 2. *Anfangstrockengewicht und Zuwachswerte verschiedener Embryonen aus 6—8 Parallelproben.* n = Anzahl der Versuchsgefäße.

	n	Zahl der Embryonen je Kölbchen	Kulturdauer	Anfangstrockengewicht in mg	Schwankung des Anfangstrockengewichtes	Endtrockengewicht in mg	ΔT in % zum Anfangstrockengewicht
Lein	7	4	8 Tage	3,5	±1,3	7,65	119
Erbsen . . .	7	3	5 Tage	21,7	±6,3	28,3	22
Mais	7	3	5 Tage	20,3	±4,3	49,9	194
Radies . . .	6	3	5 Tage	8,2	±3,2	28,3	245
Kresse . . .	8	4	5 Tage	4,3	±1,9	9,7	125
Spargel . . .	5	3	14 Tage	6,58	±1,4	13,2	100
Esche	6	2	21 Tage	2,0	±0,2	28,3	1315

wendigen häufigen Nachspülens oft nachträgliche Infektionen auftraten. Bei Tomaten und *Datura* war die Ausbeute an sterilen Embryonen sehr gering, da die starke Behaarung bzw. Oberflächenstrukturierung die Samen schwer benetzbar machten. Diese Arten schieden für umfangreichere Versuche von Anfang an aus. Die anderen Embryonen, die leicht steril gewonnen werden konnten, wurden jeweils so lange kultiviert, bis die Hauptwurzel und die ersten Folgeblätter ausgebildet waren.

Tabelle 3. *Streuung des SW bei Radieschen-, Mais- und Fraxinusembryonen.*

	n	SW	σ	m
Radies. . .	6	1,83	0,771	0,315
Mais. . . .	7	1,74	0,421	0,198
Frax. . . .	6	1,41	0,084	0,0344

Tabelle 2 enthält die Daten für die Trockengewichtszunahme der verschiedenen Embryonen, sowie die Angaben über die Kulturdauer bis zur Erreichung dieses bei allen Embryonen etwa gleichen Entwicklungszustandes. Wie die letzte Spalte zeigt, weisen die Eschenembryonen den weitaus größten prozentualen und absoluten Zuwachs in diesem ersten Entwicklungsabschnitt auf. Am nächstbesten sind die Radieschen, doch schwankt bei diesen das Anfangstrockengewicht ungewöhnlich stark, so daß sie ebenfalls wie alle anderen nicht mit den Eschenembryonen vergleichbar sind. In Tabelle 3 ist die Streuung der Mittelwerte für den SW von Mais, Radieschen und Esche angegeben. Die vorzügliche Eignung der Esche ist auch daraus klar ersichtlich.

B. Versuche mit Fraxinusembryonen.

1. Kulturdauer. Es war nicht zu erwarten, daß in der verwendeten kleinen Nährlösungsmenge eine zeitlich unbegrenzte Kultur möglich war. Daher wurde zunächst geprüft, wie lange das Wachstum etwa linear anhält, denn ein derartiges Intervall sollte dann den späteren Versuchen

über den Einfluß verschiedener Kulturbedingungen zugrunde gelegt werden. Dazu wurden 24 Gefäße mit je 2 Embryonen beschickt und nach 7, 21 bzw. 29 Tagen jeweils von 6 Kulturen Trockengewicht, Glucoseverbrauch und Atmung bestimmt.

Zu Kulturbeginn besaßen die Embryonen ein etwa 3 mm langes Hypokotyl und zwei ebenso lange Kotyledonen, die sich nach 7 Tagen um das 3fache vergrößert hatten. Am 14. Tage waren eine etwa 10 mm lange Keimwurzel und ein Epikotyl gleicher Länge ausgebildet. Bis zum 21. Tage wuchs letzteres auf etwa 6 cm heran, und das erste Blattpaar hatte dann eine Länge von 6 mm. Die Kotyledonen waren inzwischen zu etwa 3 cm langen Gebilden geworden (Abb. 7). Am 29. Tage war gegenüber dem 21. Tage nur noch eine geringe Streckung des Epikotyls und eine weitere Entwicklung von Nebenwurzeln zu beobachten. Das weitere Wachstum war nur noch sehr langsam und stagnierte schließlich vollkommen.

Tabelle 4. *Trockengewicht, Stickstoffgehalt, Glucoseverbrauch und $\Delta N/\Delta T$ von Fraxinusembryonen im Verlauf einer 29tägigen Kulturdauer.*
Die Angaben für Tr und Glucoseverbrauch in mg, für N in γ und für Sauerstoffverbrauch in mm^3.

Kulturdauer	T	ΔT	N	Glucoseverbrauch	$\frac{\Delta N}{\Delta T}$	$-O_2$ für 2 Embryo	n
0 Tage	2	—	70	—	35	1,94	5
3 Tage	4,1	—	—	—		12,3	3
7 Tage	9,39	7,39	292	11,11	30,2	29,4	6
14 Tage	17,53	8,14	536	24,89	30,2	30,24	10
21 Tage	22,25	4,72	661	35,3	29,2	27,74	11
29 Tage	23,2	0,95	670	37,5	28,3	23,51	5

Die Tabelle 4 enthält die Daten für den Mengenzuwachs in diesem Zeitraum. Bis zum 14. Tage erfolgt ein weitgehend linearer Anstieg von Trockengewicht und Stickstoffgehalt, und auch die Atmung erreicht nach 14 Tagen ihr Maximum, wenn man die Gesamtatmung von 2 Embryonen betrachtet. Bezieht man den Sauerstoffverbrauch jedoch auf das Trockengewicht, so ergibt sich die größte Atmungsintensität am 7. Tage. In den ersten 3 Tagen steigt sie sehr rasch an (Abb. 1), nach dem 7. Tage fällt sie zunächst rasch und dann langsam wieder ab.

Die Verminderung des Trockengewichts- und Stickstoffeinbaues vom 14. Tage an kann nicht mit einem „Verbrauch" der Nährlösung erklärt werden. Embryonen, die nach 7 Tagen in frische Nährlösung umgesetzt worden waren, zeigten nämlich nach 21 Tagen das gleiche oder teilweise sogar ein etwas geringeres Gewicht als nicht versetzte. Es ist vielleicht an eine „Vergiftung" der Nährlösung durch Ausscheidungen zu denken, wie sie Street und Mitarbeiter (1951) für Tomatenwurzeln beschrieben. Auch in unserem Falle zeigte es sich, daß junge Embryonen, in bereits gebrauchte Nährlösung eingesetzt, nicht wachsen, selbst wenn alle nötigen Nährstoffe ergänzt wurden. Die Embryonen starben in vielen Fällen sogar unter Verfärbung ab.

In Abb. 2 ist die Veränderung des Quotienten Trockengewicht/Stickstoffgehalt im Laufe der Alterung dargestellt. Sie zeigt deutlich die allmähliche Verschiebung zugunsten des Kohlenhydrateinbaues, wie sie mit zunehmender Differenzierung der ursprünglich embryonalen Zellen allgemein verbunden ist. Gleichzeitig fällt auch der SW ab (Tabelle 5). In der ersten Woche beträgt er 2,25, während er für eine 3wöchige Kulturperiode nur noch 1,48 beträgt. Die Streuung für den Mittelwert der 1. Woche ist zwar wegen der geringeren Absolutwerte des Zuwachses relativ hoch, doch ergibt sich gegenüber dem 2. Wert noch eine sehr gute statistische Sicherung. Aus den Differenzen der Zuwachs- bzw. Glucoseverbrauchswerte nach den verschiedenen Kulturzeitintervallen läßt sich auch der SW für ein jeweils 7tägiges Intervall nach verschieden langer Vorkultur errechnen. Dabei ergibt sich noch anschaulicher, wie die Syntheseleistung mit zunehmender Differenzierung immer mehr absinkt (Abb. 3).

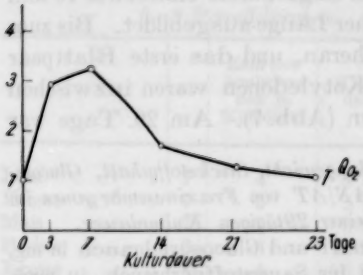

Abb. 1. Atmungsintensität von Fraxinusembryonen nach verschiedener Kulturdauer.

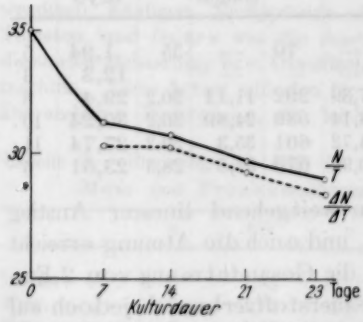

Abb. 2. Verhältnis von Stickstoff zu Trockengewicht isolierter Fraxinusembryonen in Abhängigkeit von der Kulturdauer.

Abschließend läßt sich sagen, daß der Höhepunkt der Entwicklung der Fraxinusembryonen unter den hier gewählten Bedingungen nach 3 Wochen überschritten ist. Die erste Entwicklungsphase, das Heranwachsen des isolierten Embryos zur Keimpflanze, läßt sich dagegen gut verfolgen, wie der lineare Anstieg der Massenzunahme und die für eine Dunkelkultur normale morphologische Gestalt der Keimpflanze zeigt. Da von der 3. Woche an auch die individuellen Unterschiede stark hervortreten, wurde ein

Tabelle 5. *SW von Fraxinusembryonen nach verschieden langer Kulturdauer.* Sicherung der Differenzen zwischen 7. und 14. bzw. 14. und 21. Tag.

Kulturdauer	n	SW	σ	m	σ_D	D	Statistische Sicherung %
7 Tage	9	2,25	0,131	0,0437			
14 Tage	11	1,85	0,0882	0,0266	0,0513	0,4	99
21 Tage	13	1,48	0,093	0,0259	0,0371	0,37	99
29 Tage	5	1,49	0,224	0,1	0,12	0,01	—

3wöchiges Intervall als Kulturzeit gewählt. Abb. 4 gibt eine übersichtliche graphische Darstellung der besprochenen Verhältnisse.

2. Alter der Samen. Bereits bei früheren Versuchen (KANDLER 1953b) mit isolierten Wurzeln war die Beobachtung gemacht worden, daß der SW zwar innerhalb annähernd gleichzeitig angesetzter Parallelproben weitgehend konstant ist, zwischen zeitlich weiter auseinanderliegenden Versuchsreihen aber größere Differenzen aufweist, die sich teilweise sogar statistisch sichern lassen. Da alle Kulturbedingungen konstant gehalten wurden, konnte eine Ursache nur im verschiedenen Alter der Samen gesehen werden. Die Abhängigkeit von Keimbereitschaft und Wachstumsintensität der Keimlinge von der Reife und der Lagerung der Samen ist hinlänglich bekannt. Entsprechende Untersuchungen beschränken sich aber allgemein auf die Feststellung dieser beiden Merkmale, während stoffwechselphysiologischen Veränderungen weniger Aufmerksamkeit geschenkt wurde (vgl. BÜNNING 1953).

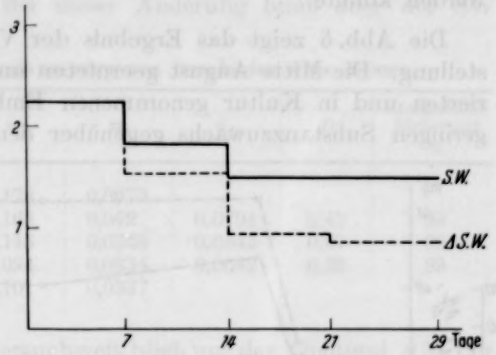

Abb. 3. SW isolierter Fraxinusembryonen in verschieden langer Kulturzeit bzw. in jeweils 7tägigen Intervallen nach verschiedener Vorkultur (Δ SW).

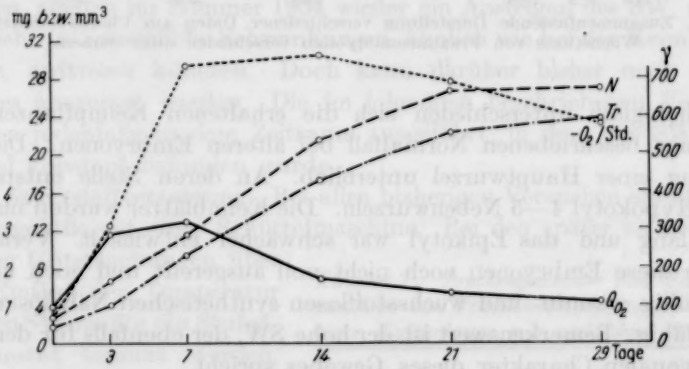

Abb. 4. Zusammenfassende Darstellung des Wachstumsverlaufes von Fraxinusembryonen innerhalb von 29 Tagen.

Um den Einfluß des Reifegrades der Samen auf die Stoffproduktion und die Syntheseleistung der heranwachsenden Embryonen zu untersuchen, wurden von ein und demselben Baum zunächst halbreife, später

beinahe ausgereifte Samen geerntet und nach dem vollständigen Ausreifen der Samen ein größerer Vorrat gesammelt und trocken gelagert, so daß im Laufe des Winters in längeren Zeitabständen immer wieder Material gleicher Herkunft aber immer längerer Lagerung benützt werden konnte.

Die Abb. 5 zeigt das Ergebnis der Versuche in graphischer Darstellung. Die Mitte August geernteten und anschließend sofort präparierten und in Kultur genommenen Embryonen zeigen einen relativ geringen Substanzzuwachs gegenüber den älteren Embryonen. Auch

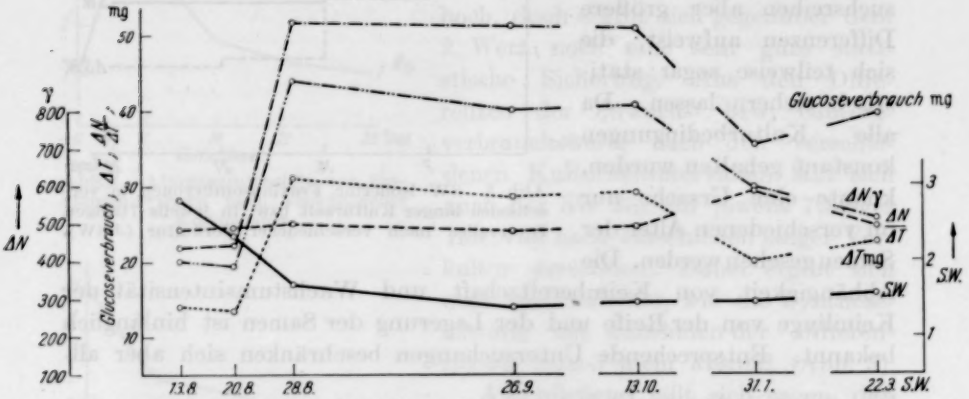

Abb. 5. Zusammenfassende Darstellung verschiedener Daten zur Charakterisierung des Wachstums von Fraxinusembryonen verschieden alter Samen.

morphologisch unterschieden sich die erhaltenen Keimpflanzen vom eingangs beschriebenen Normalfall bei älteren Embryonen. Die Ausbildung einer Hauptwurzel unterblieb. An deren Stelle entsprangen dem Hypokotyl 4—5 Nebenwurzeln. Die Keimblätter wurden nur etwa 2 cm lang und das Epikotyl war schwächer entwickelt. Vermutlich waren diese Embryonen noch nicht voll ausgereift und noch nicht in der völlig vitamin- und wuchsstofflosen synthetischen Nährlösung existenzfähig. Bemerkenswert ist der hohe SW, der ebenfalls für den stark embryonalen Charakter dieses Gewebes spricht.

Offensichtlich sehr rasch vollzieht sich in der letzten Augustwoche die endgültige physiologische Reife der Embryonen. Das Wachstum in vitro nimmt stark zu und erreicht einen Wert, der lange Zeit beibehalten wird. Der SW fällt auf ein in der Folgezeit ebenfalls weitgehend konstantes Niveau (Tabelle 6). Die morphologische Differenzierung der Keimpflanzen entsprach vom 28. 8. ab dem eingangs besprochenen Bild. Äußerlich war an den Samen allerdings keine so rasche und deutliche Veränderung zu bemerken. Die Samenschale erhärtete

allmählich, und erst vom Oktober an war sie so hart, daß vor der Präparation ein Einweichen notwendig wurde.

Mit längerer Lagerung nahm im Laufe des Winters der Zuwachs der Keimlinge wieder etwas ab und diese Wachstumsintensität wurde auch im Frühjahr beibehalten. Bei dieser Änderung blieb aber der SW

Tabelle 6. *SW von Fraxinusembryonen verschieden alter Samen.*

Tag des Kulturbeginns	n	SW	σ	m	σ_D	D	Statistische Sicherung %
13. 8.	7	2,79	0,178	0,0673			
20. 8.	16	2,37	0,168	0,042	0,0794	0,42	99
28. 8.	11	1,7	0,115	0,0348	0,0545	0,67	99
26. 9.	6	1,41	0,084	0,0334	0,0582	0,29	99
17. 10.	10	1,48	0,101	0,0337			

konstant. Über die ganze Versuchszeit blieb nur der Quotient $\Delta N/\Delta Tr$ praktisch unverändert. Die Abweichung am 31. 1. kann vermutlich nicht als reell angesehen werden. Diese Ergebnisse zeigen, daß bei Fraxinusembryonen der SW mit Ausnahme der eigentlichen Reifungsperiode über längere Zeit hin konstant bleibt. Ob dies auch für Zeiträume über mehrere Jahre hinaus gilt, müßte allerdings erst geprüft werden. Versuche, die nach Abschluß vorliegender Arbeit angestellt wurden, zeigten im Sommer 1954 wieder ein Ansteigen des SW, so daß vielleicht jahreszeitliche Schwankungen, ähnlich wie bei der Keimbereitschaft, auftreten könnten. Doch kann darüber bisher noch nichts näheres ausgesagt werden. Die im folgenden beschriebenen Versuche wurden jedenfalls in dem Zeitraum ausgeführt, in dem der SW weitgehend konstant befunden wurde.

3. Sauerstoffversorgung. Bei allen bisherigen Versuchen standen die Kulturgefäße auf einer Schüttelmaschine. Bei den später zu beschreibenden Untersuchungen über den Einfluß der Temperatur auf den SW mußte ein Stufenthermostat benützt werden, dessen Ausmaße das Anbringen einer Schüttelvorrichtung nicht gestatteten. Nach früheren Erfahrungen mit Wurzelkulturen war zu erwarten, daß das Untersinken der Embryonen und die damit verbundene schlechtere Sauerstoffversorgung zu einem verminderten Wachstum und Veränderungen im SW führen. Daher wurde von 2 gleichzeitig angesetzten Serien eine geschüttelt, die andere ungeschüttelt kultiviert. Wie die Tabelle 7 zeigt, ist der

Tabelle 7. *Trockengewichts- und Stickstoffzunahme von Fraxinusembryonen nach 21tägiger Kulturdauer mit und ohne Schütteln.*

	ΔT	ΔN	Glucoseverbrauch
Geschüttelt . .	29,2	722	50,8
Ungeschüttelt .	28,29	659	52,55

Tabelle 8. *SW von Fraxinusembryonen nach 21tägiger Kulturdauer mit und ohne Schütteln.*

	n	SW	σ	m	σ_D	D	Statistische Sicherung %
Geschüttelt . .	13	1,48	0,048	0,0133			99
Ungeschüttelt .	13	1,25	0,07	0,0195	0,0237	0,23	99

Zuwachs an Trockengewicht und Stickstoff bei den ungeschüttelten Kulturen etwas geringer, der Glucoseverbrauch aber leicht erhöht. Die Tabelle 8 gibt die Daten für den SW an. Die geringere Syntheseleistung der ungeschüttelten Kulturen ist statistisch sehr gut gesichert. Man kann daran denken, daß die Verminderung der Sauerstoffversorgung Gärungsvorgänge, wie sie von Ruhland und Ramshorn (1938) bei Pflanzengewebe beschrieben wurden, begünstigen. Dadurch wäre der größere Substratverbrauch bei geringerer Einbauleistung leicht verständlich.

4. Temperatur. In einem Stufenthermostaten wurden jeweils 7 Kölbchen mit je 2 Embryonen bei 17° C, 27° C bzw. 38° C 3 Wochen inkubiert und anschließend das Material, wie eingangs beschrieben, verarbeitet. Die folgenden Tabellen enthalten das Zahlenmaterial von 2 Parallelreihen.

Tabelle 9. *Trockengewicht von Fraxinusembryonen nach 21tägiger Kultur bei verschiedenen Temperaturen.* Sicherung der Differenzen gegenüber den 27°-Proben. Angaben in mg.

°C	n	ΔT	σ	m	σ_D	D	Statistische Sicherung %
17	14	18,7	3,36	0,9	1,06	9,59	99
27	13	28,29	1,67	0,55			
38	10	24,0	3,09	1,03	1,17	4,29	99

Die bei 38° C kultivierten Embryonen zeigten im wesentlichen das gleiche Aussehen wie die bei 27° C, aber Kotyledonen und Epikotyl waren etwas verkürzt. Sehr gedrungen waren die bei 17° C gehaltenen Keimlinge. Die Wurzel war verdickt und das Epikotyl auf 5 mm verkürzt. Das Trockengewicht (Tabelle 9) lag bei beiden Temperaturen niedriger als bei der Normaltemperatur. Der Stickstoffgehalt war jedoch nur bei den 17°-Proben erheblich vermindert, während die 38°-Proben beinahe kontrollengleich (Tabelle 10) waren. Daraus ergibt sich eine starke Verschiebung des Quotienten $\Delta N/\Delta Tr$, die statistisch gut gesichert ist (Tabelle 11). Mit steigender Temperatur tritt demnach eine Verschiebung zugunsten des Proteinaufbaues ein.

Der Glucoseverbrauch nimmt mit steigender Temperatur ebenfalls erheblich zu (Tabelle 10). Da damit aber keine entsprechende Substanzproduktion verbunden ist, nimmt der SW bei höherer Temperatur ab (Tabelle 12). Man kann die Veränderung des SW mit der Verschiebung

des Quotienten $\Delta N/\Delta Tr$ in Verbindung bringen und sie zum Teil damit erklären, daß die gegenüber der Kohlenhydratsynthese verstärkte Proteinbildung einen höheren Energiebedarf hat. Aber dies trifft wohl nur sehr beschränkt zu und kann nicht den ganzen recht erheblichen Unterschied erklären, denn wie aus Tabelle 10 hervorgeht, ist der Absolutbetrag des Stickstoffeinbaues bei 27° und 38° praktisch gleich, der Glucoseverbrauch in letzterem Falle aber erheblich größer. Vermutlich wird durch die Temperaturerhöhung der Glucoseabbau stärker beschleunigt als die Synthesevorgänge, so daß ein großer Teil der freigesetzten Energie als Wärme verlorengeht, also bereits eine Entkoppelung der Phosphorylierungsprozesse einsetzt.

Tabelle 10. *Stickstoffgehalt (in γ) und Glucoseverbrauch (in mg) von Fraxinusembryonen nach 21tägiger Kulturdauer bei verschiedener Temperatur.*

°C	ΔN	Δ Glucose	Eingebaute Glucose	Veratmete Glucose
17	391	33,7	19,77	13,93
27	659	52,55	29,3	23,25
38	640	68,2	25,03	43,17

Tabelle 11. *$\Delta N/\Delta T$ von Fraxinusembryonen, die bei verschiedener Temperatur 21 Tage kultiviert wurden.* Sicherung der Differenzen gegenüber der 27°-Probe.

°C	n	$\frac{\Delta N}{\Delta T}$	σ	m	σ_D	D	Statistische Sicherung %
17	14	20,8	1,165	0,338	0,362	2,5	99
27	13	23,3	0,464	0,129			
38	10	26,4	1,098	0,348	0,37	3,1	99

Tabelle 12. *SW von Fraxinusembryonen in Abhängigkeit von der Temperatur.*

°C	n	SW	σ	m	σ_D	D	Statistische Sicherung %
17	12	1,44	0,0783	0,0226	0,0298	0,19	99
27	13	1,25	0,07	0,0195			
38	12	0,58	0,0435	0,012	0,025	0,67	99

Bei weiterer Temperaturerhöhung auf 40° C stellten die Embryonen das Wachstum ein und starben ab. Bei 8° C war das Wachstum so stark verlangsamt, daß erst nach 8 Wochen ein Zuwachs von 10 mg Trockensubstanz erreicht wurde. Für diese Kulturen errechnete sich ein SW von 1,22, aber da die Kulturzeit so erheblich verlängert war, läßt sich dieser Wert nicht mit den anderen vergleichen. In vergleichbarer Zeit war der Zuwachs zur hinreichend genauen Bestimmung des SW zu gering.

Eine übersichtliche Darstellung der Ergebnisse der Temperaturversuche gibt Abb. 6.

5. Mineralsalzmangel. Besonders bei der Anwendung der Wasserkulturen ist das Auftreten von Mangelkrankheiten bei Pflanzen bekannt und viele Arbeiten beschäftigen sich mit der Beseitigung derartiger Mangelerscheinungen (vg. Lundegårdh 1932). In neuerer Zeit versuchte man auch genauere Beschreibungen der physiologischen Auswirkung von Mineralsalzmangel verschiedener Art zu liefern (Burström 1952, Pirson u. Seidel 1950, Pirson u. Mitarbeiter 1952). Über Mineralsalzmangelerscheinungen an isolierten Embryonen konnten in der Literatur keine Angaben gefunden werden.

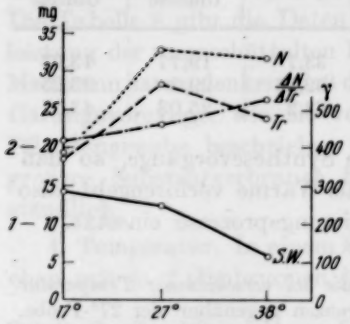

Abb. 6. Zusammenfassende Darstellung der Temperaturabhängigkeit des Wachstums isolierter Fraxinusembryonen.

In den folgenden Tabellen sind die Ergebnisse von Versuchen zusammengestellt, bei denen Fraxinusembryonen in den in Tabelle 1 angegebenen Mangellösungen kultiviert wurden. Eine Versuchsserie mit jeweils 6—10 Parallelen wurde Ende August zu einem Zeitpunkt ausgeführt, als der SW noch relativ hoch war, eine zweite Serie später, als der SW einen zeitlich konstanten Wert erreicht hatte. In den Tabellen sind nur die Werte dieser zweiten Serie angeführt. Eine Mittelwertbildung aus beiden Serien war nicht statthaft, da durch die Ungleichheit des Versuchsmaterials bei der 1. Serie alle Werte generell anders lagen. Die für die Mangelerscheinung typischen Differenzen waren aber grundsätzlich gleichartig, so daß die relativen Hemmungen und Förderungen übereinstimmen. Nach 3wöchiger Kulturdauer war der Habitus der Mangelembryonen sehr charakteristisch von den Kontrollen unterschieden (Abb. 7). Als typische Schädigung bei Ca-Mangel tritt eine Zerstörung der Vegetationspunkte auf, wodurch die Ausbildung von Sproß und Wurzel verhindert wird. Das Hypokotyl war bei fast allen Exemplaren in sich gedreht, und die Kotyledonen zeigten vielfach die typischen Dörrflecken.

Die Mg-Mangelkulturen gleichen den Kontrollen, doch ist das Wachstum des Epikotyls gehemmt und die Blattanlagen sind weitgehend unterdrückt. Die stark verlängerte Hauptwurzel zeigte in keinem Falle Nebenwurzeln.

Bei K-Mangel sind die Vegetationspunkte ebenfalls abgestorben, das Epikotyl fehlt daher vollständig und die Wurzel wird höchstens 5 mm lang. Dörrflecken auf den Kotyledonen waren seltener als bei Ca-Mangel.

Ersetzt man Nitrat durch Ammonium, so gehen die meisten Embryonen zugrunde. Nur etwa 10% zeigen ein schwaches Wachstum,

das sich auf eine geringe Streckung und Verdickung der Embryonen beschränkt und in keinem Falle zu einer Organdifferenzierung führt.

Das Trockengewicht liegt bei allen Mangelkulturen erwartungsgemäß niederer als bei der Kontrolle (Tabelle 13). Nach den starken Schädigungen bei Ca-Mangel könnte man ein erheblich geringeres Trockengewicht erwarten als bei den relativ wenig geschädigten Mg-Mangelkulturen. Tatsächlich sind aber beide relativ wenig verschieden. Besonders stark hemmend auf die Substanzvermehrung wirkt der K-Mangel.

Abb. 7. Fraxinusembryonen nach 3wöchiger Kultur unter Mineralsalzmangel. Von links nach rechts: Kontrolle, Ca-Mangel, Mg-Mangel, K-Mangel, Nitrat durch Ammonium ersetzt.

Bei Ersatz von Nitrat durch Ammonium ist ebenfalls nur ein sehr geringer Zuwachs zu verzeichnen.

Tabelle 13. *Trockengewichtszunahme von Fraxinusembryonen, die in Mineralsalzmangelnährlösungen kultiviert wurden.* Angaben in mg.

Mangel	n	ΔT	σ	m	σ_D	D	Statistische Sicherung %
Ktr.	6	27,3	3,5	1,43			
Ca	6	16,8	2,67	1,09	1,8	10,5	99
Mg	8	17,3	5,15	1,82	2,3	10,0	99
K	9	9,16	1,162	0,388	1,48	18,14	99
NO_3	5	7,06	1,4	0,625	1,56	20,24	99

Auch der Stickstoffgehalt ist erheblich reduziert, doch wird er allgemein etwas weniger betroffen als das Gesamttrockengewicht, wie der Quotient $\Delta N/\Delta Tr$ (Tabelle 14) zeigt. Besonders bei K-Mangel tritt eine starke Verschiebung zugunsten des Proteinaufbaues ein. Ein Absinken dieses Quotienten ist nur bei Nitratmangel zu verzeichnen. Daraus geht hervor, daß Ammonium unter diesen Bedingungen praktisch nicht von Fraxinusembryonen assimiliert werden kann.

Tabelle 14. *$\Delta N/\Delta T$ von Fraxinusembryonen, die in verschiedenen Mineralsalzmangelnährlösungen kultiviert wurden.*

Mangel	n	$\frac{\Delta N}{\Delta T}$	σ	m	σ_D	D	Statistische Sicherung %
Ktr.	7	25,0	1,31	0,495			
Ca	6	27,1	1,738	0,712	0,868	2,1	95
Mg	8	26,2	0,946	0,335	0,597	1,2	95
K	7	33,6	1,136	0,428	0,654	8,6	99
NO_3	5	12,5	1,118	0,501	0,704	12,5	99

Der SW ist bei allen Mangelkulturen erniedrigt. Die Differenz bei den Ca- und Mg-Mangelkulturen ist zwar nicht sehr groß, aber in der ersten Versuchsreihe trat sie ebenfalls auf, und da bei dieser der SW allgemein höher und die Differenzen damit auch etwas größer waren, ließen sie sich auch statistisch sehr gut sichern. Sie können also durchaus als reell betrachtet werden. Sehr stark vermindert K-Mangel die Syntheseleistung der Embryonen. Schon die starke Verschiebung des Quotienten *$\Delta N/\Delta Tr$* hatte gezeigt, daß der Kohlenhydratstoffwechsel durch das Fehlen von K besonders stark betroffen wird. Die relative Verstärkung des mehr Energie verbrauchenden Proteinaufbaues muß dann zusammen mit der sicherlich auch auftretenden Entkoppelung der Energieübertragung zu einer ungünstigeren Substratverwertung führen (Tabelle 15).

Die Atmungsmessungen wurden an Material einer 3. Versuchsserie ausgeführt. Um uns zu vergewissern, daß der Mineralstoffmangel gleichartig wie bei der vorher untersuchten Serie wirkte, bestimmten wir von diesen Embryonen ebenfalls Trockengewicht und Stickstoffgehalt, und in Tabelle 16 werden die Ergebnisse zusammen mit den

Tabelle 15. *SW von Fraxinusembryonen unter Mineralsalzmangel.*

Mangel	n	SW	σ	m	σ_D	D	Statistische Sicherung %
Ktr.	6	1,45	0,155	0,063			
Ca	6	1,26	0,221	0,098	0,117	0,19	80
Mg	9	1,32	0,088	0,029	0,069	0,13	95
K	9	1,19	0,064	0,021	0,067	0,26	99
NO_3	5	0,89	0,054	0,027	0,0688	0,66	99

Daten für die Sauerstoffaufnahme angeführt. Aus diesen Zahlen geht hervor, daß sich die gleichen Verhältnisse ergaben wie vorher und daß somit diese Atmungsmessungen auch auf die vorhergehenden Versuche übertragbar sind.

Der Sauerstoffverbrauch von je 2 Embryonen ist zwar bei den Mangelembryonen geringer als bei den Kontrollen, aber auf Trocken-

gewicht bezogen deutlich erhöht. Dies stimmt gut mit dem Abfall des SW zusammen: verstärkte Atmungsintensität bei geringerer Substanzproduktion. Der RQ wird durch Ca- und Mg-Mangel kaum verändert (Tabelle 17). Nur bei K-Mangel ergab sich eine statistisch gesicherte wesentliche Erhöhung. Sie hängt vielleicht auch mit der relativ gesteigerten Proteinsynthese bei K-Mangelembryonen zusammen, da bei der Reduktion von Nitrat zu Ammonium im Atmungsstoffwechsel Extrakohlensäure auftritt. Der geringe absolute Nitrateinbau kann allerdings kaum als einzige Erklärung für die starke RQ-Erhöhung herangezogen werden.

Tabelle 16. *Atmungsintensität von Mineralsalzmangelembryonen.* Übrige Daten vergleichsweise angeführt. (Angabe des O_2-Verbrauchs in mm^3/h.)

	ΔT	$-O_2$ je 2 Embryonen	T^{QO_2}	ΔN	$\frac{\Delta N}{\Delta T}$
Ktr.	27,4	34,7	1,175	676	24,8
Ca	15,62	22,3	1,27	420	26,9
Mg	20,8	28,76	1,274	559	26,96
K	10,12	15,8	1,305	313	31,1

Eine Übersicht über die gewonnenen Ergebnisse gibt die Abb. 8, in der die verschiedenen Werte in Prozent der Kontrolle dargestellt sind. Für Ca-, Mg- und K-Mangel ergibt sich beinahe das gleiche Wirkbild

Tabelle 17. *RQ von Mineralsalzmangelembryonen.*

Mangel	n	RQ	σ	m	σ_D	D	Statistische Sicherung %
Ktr.	4	1,015	0,117	0,0585	—		
Ca	4	1,109	0,025	0,0125	—	0,035	
Mg	5	0,98	0,242	0,121	—	0,094	
K	4	1,32	0,037	0,0185	0,0614	0,305	99

mit nur quantitativen Verschiedenheiten. Allgemein sind $\Delta N/\Delta Tr$ und die Atmungsintensität, bezogen auf Trockengewicht, erhöht, Trockengewichtszunahme, Stickstoffeinbau und SW stark erniedrigt. Nur bei Ersatz von Nitrat durch Ammonium ergeben sich ausschließlich negative Werte.

6. Wuchsstoffe. Über die Wirkung von Wuchsstoffen auf den Stoffwechsel isolierter Organe liegen aus dem hiesigen Institut einige Arbeiten vor. So untersuchten KANDLER und VIEREGG (1953) die Wirkung von β-Indolylessigsäure (IES) auf Maiswurzeln und Spargelsprosse, KANDLER (1953 b) die von 2,4-Dichlorphenoxyessigsäure (2,4-D) und Naphthylessigsäure (NES) auf Maiswurzeln und KANDLER und EBERLE (1954) den Einfluß von α-Parachlorphenoxyisobuttersäure (PCIB) auf Maiswurzeln. In allen Fällen konnten typische Veränderungen des SW beobachtet werden. Von der großen Zahl der Arbeiten, die sich mit Wuchsstoffwirkungen beschäftigen, behandeln nur wenige stoffwechselphysiologische Wirkungen und auch diese Untersuchungen sind aus-

schließlich an Pflanzenteilen oder an älteren Pflanzen ausgeführt. Dagegen ist über den Einfluß von Wuchsstoffen auf Embryonen wenig bekannt.

Im folgenden sollen daher einige Versuche mit Wuchsstoffen bzw. Wuchsstoffantagonisten beschrieben werden. Als typischer Wuchsstoff wurde IES, als typischer Antagonist die zuerst von Burström (1950, 1952) beschriebene PCIB benützt. Ferner wurde noch Trijodbenzoesäure(TIBA) verwendet, die vielfach ebenfalls als Wuchsstoffantagonist bezeichnet wird(Thiman u. Bonner 1948), offensichtlich aber auch selbst als Wuchsstoff wirken kann (Åberg 1950, 1953; Åberg u. Khalil 1953). Die Konzentrationen wurden so gewählt, daß die jeweils schädigende Konzentration noch um eine oder zwei Zehnerpotenzen unterschritten wurde.

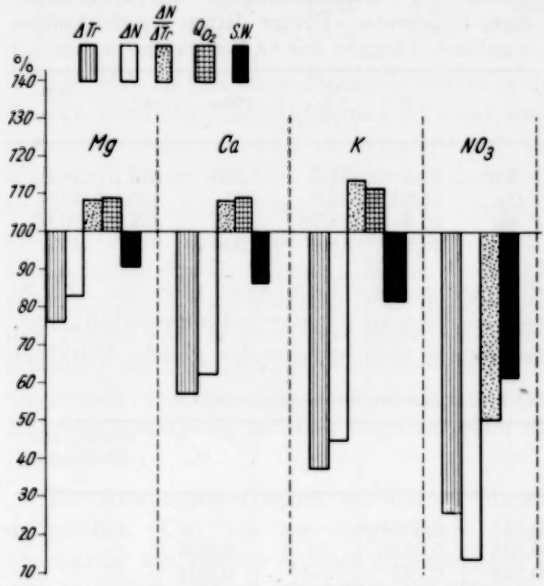

Abb. 8. Zusammenfassende Darstellung der Wirkung von Mineralsalzmangel auf das Wachstum isolierter Fraxinusembryonen. Alle Angaben in Prozent der Kontrolle.

IES 10^{-7} m führt zu einem besseren Wachstum der Embryonen. Sowohl Wurzel wie Sproß sind erheblich verlängert. Dagegen bewirkt 10^{-6} m eine leichte Hemmung des Längenwachstums. Die Bildung der Trockensubstanz geht damit allerdings nicht parallel, wie Tabelle 18 zeigt. Die fördernde Konzentration führt zu einer Verminderung des Trockengewichts, die hemmende Konzentration dagegen nicht. Der SW wird durch beide Konzentrationen etwas verbessert (Tabelle 19). Die Veränderungen liegen in der gleichen Richtung wie die bei Maiswurzeln

Tabelle 18. *Einfluß verschiedener Wuchsstoffe auf Trockengewicht (in mg), Stickstoffgehalt (in γ) und Sauerstoffverbrauch (in mm³/h) von Fraxinusembryonen.*

WS	Δ Glucose	ΔT	ΔN	$\frac{\Delta N}{\Delta T}$	$-O_2$	QO_2	RQ
Kontrolle .	39,4	23,0	521	25,3	31,9	1,197	1,095
PCJB 10^{-5} m	29,4	16,9	392	23,1	22,4	1,197	1,165
PCJB 10^{-6} m	34,3	19,4	484	23,26	28,3	1,077	1,165
TJBA 10^{-6} m	36,2	21,6	518	24,2	31,75	1,12	1,1985
JES 10^{-6} m	38,3	23,0	518	22,4	28,55	1,08	1,155
JES 10^{-7} m	31,9	20,2	434	23,5	26,7	1,127	—

Tabelle 19. *Einfluß verschiedener Wuchsstoffe auf den SW von Fraxinusembryonen.*

WS	n	SW	σ	m	σ_D	D	Statistische Sicherung %
Kontrolle .	4	1,58	0,0058	0,0029	—	—	—
PCJB 10^{-5} m	4	1,57	0,064	0,032	—	0,01	—
PCJB 10^{-6} m	4	1,61	0,0278	0,0139	—	0,04	—
TJBA 10^{-6} m	7	1,72	0,0342	0,0129	0,0132	0,14	99
JES 10^{-6} m	4	1,70	0,094	0,047	0,0475	0,12	95
JES 10^{-7} m	4	1,845	0,058	0,029	0,0295	0,265	99

und Spargelsprossen beobachteten, doch waren sie bei diesen Versuchsobjekten erheblich stärker. Dies mag darauf beruhen, daß die ganze Pflanze bessere Korrelationsmechanismen besitzt als die isolierten Organe. So sind gerade in Hypokotylgewebe besonders wirksame IES-abbauende Fermente gefunden worden (vgl. SÖDING 1952), die sicherlich eine große Bedeutung für den Wuchsstoffhaushalt der Pflanzen haben.

Trijodbenzoesäure zeigt keine sehr starke Wirkung. Die Keimlinge werden etwas gedrungener als normal und gleichen denen, die nach Zusatz von 10^{-6} IES erhalten wurden. Auch die aus den Tabellen 18 und 19 ersichtlichen stofflichen Veränderungen liegen in gleicher Richtung wie die bei 10^{-6} m IES.

PCIB dagegen bewirkt in beiden verwendeten Konzentrationen eine deutliche Förderung des Längenwachstums von Sproß und Wurzel, ähnlich wie 10^{-7} m IES. Trockengewicht und Stickstoffgehalt liegen deutlich niederer als bei der Kontrolle und auch niederer als bei den IES-Proben. Der SW ist allerdings unverändert. Während die starke Förderung des Längenwachstums mit den bei Maiswurzeln gemachten Beobachtungen gut übereinstimmt, besteht im Verhalten des SW ein deutlicher Unterschied, da dieser bei den Wurzeln unter dem Einfluß von PCIB deutlich erniedrigt ist.

Zusammenfassung.

Fraxinusembryonen wurden steril in Mineralsalze und Glucose enthaltender Nährlösung kultiviert und Trockengewichtszunahme, Stickstoffeinbau, Glucoseverbrauch und Atmungsintensität bestimmt.

Mit zunehmender Kulturdauer sinkt der synthetische Wirkungsgrad von 2,2 auf 1,48 ab. Ebenso sinkt die Atmungsintensität nach Erreichung eines Maximums am 7. Tage wieder ab. Das Verhältnis Stickstoffeinbau zu Trockengewichtszunahme verschiebt sich im Laufe der Kulturperiode zugunsten der letzteren.

Embryonen aus unreifen Samen ergaben einen erheblich höheren synthetischen Wirkungsgrad als solche aus reifen Samen. Nach der Reife zeigte sich praktisch keine Abhängigkeit des synthetischen Wirkungsgrades vom Alter der Samen.

Obwohl die Trockengewichtszunahme bei 17° C hinter der bei 27° C zurückbleibt, ergibt sich bei der niederen Temperatur ein verbesserter synthetischer Wirkungsgrad. Mit weiterer Temperaturerhöhung auf

38° C ist eine weitere Verschlechterung des synthetischen Wirkungsgrades verbunden. Der Quotient $\Delta N/\Delta T$ verschiebt sich mit fallender Temperatur zugunsten der Trockengewichtszunahme.

Ca-, Mg- und K-Mangel bewirken übereinstimmend, wenn auch in verschiedenem Maße, eine Verminderung von Trockengewicht- und Stickstoffzunahme, eine Senkung des synthetischen Wirkungsgrades und eine Steigerung der Atmungsintensität. Der Quotient $\Delta N/\Delta T$ wird zugunsten des Stickstoffeinbaues verschoben.

Von den untersuchten Wuchsstoffen erhöhen β-Indolylessigsäure und Trijodbenzoesäure den synthetischen Wirkungsgrad, α-Parachlorphenoxyisobuttersäure läßt ihn unbeeinflußt.

Literatur.

Åberg, B.: On auxin antagonists and synergists in root growth. Physiol. Plantarum (Copenh.) **3**, 447 (1950). — On the interaction of 2,3,5-triiodobenzoic acid and maleic hydrazide with auxins. Physiol. Plantarum (Copenh.) **6**, 277 (1953). — Åberg, B., u. A. Khalil: Some notes on the effect of auxin antagonists and synergists upon coleoptile growth. Kungl. Lant. Ann. **20**, 81 (1953). — Bertho, A., u. W. Grassmann: Biochemisches Praktikum. Berlin 1936. — Bünning, E.: Entwicklungs- und Bewegungsphysiologie der Pflanzen. Berlin 1953. — Burström, H.: Studies on growth and metabolism of roots. IV. Physiol. Plantarum (Copenh.) **3**, 277 (1950). — Studies on growth and metabolism of roots. VIII. Physiol. Plantarum (Copenh.) **5**, 391 (1952). — Crocker, W., and L. V. Barton: Physiology of Seeds. Waltham USA. 1953. — Dixon, M.: Manometric Methods. Cambridge 1951. — Hannig, E.: Zur Physiologie pflanzlicher Embryonen. Bot. Ztg **62**, 45 (1904). — Kandler, O.: Über den „Synthetischen Wirkungsgrad" in vitro kultivierter Embryonen, Wurzeln und Sprosse. Z. Naturforsch. **8**, 109 (1953). — Untersuchungen über die Wirkung von 2,4-Dichlorphenoxyessigsäure, α-Naphthylessigsäure, Natriumfluorid und Vitamin B_1 auf den Stoffwechsel in vitro kultivierter Maiswurzeln. Planta (Berl.) **42**, 304 (1953). — Kandler, O., u. G. Eberle: Über den Einfluß von α-(Parachlorphenoxy)-isobuttersäure auf den Stoffwechsel von Maiswurzeln. Phyton (Argentinien) (im Druck). — Kandler, O., u. A. Vieregg: Über den Einfluß von β-Indolylessigsäure auf den Stoffwechsel in vitro kultivierter Maiswurzeln und Spargelsprosse. Planta (Berl.) **41**, 613 (1953). — Kaufmann, W.: Untersuchungen über den Energiehaushalt der Hefezellen und die Ökonomie einiger Energiestoffwechseltypen anderer Mikroorganismen. Arch. Mikrobiol. **17**, 319 (1952). — Klein, G.: Handbuch der Pflanzenanalyse. Wien 1931. — Lode, W.: Graphisches Verfahren zum Ausgleich wiederholter Messungen. VDI-Z. **90**, 89 (1948). — Lundegårdh, H.: Die Nährstoffaufnahme der Pflanzen. Jena 1932. — Pfeffer, W.: Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., Bd. 1. Leipzig 1897. — Pirson, A., u. F. Seidel: Zell- und stoffwechselphysiologische Untersuchungen an Lemna minor L. unter besonderer Berücksichtigung von Calcium- und Kalimangel. Planta (Berl.) **40**, 199 (1952). — Rappaport, I.: In vitro culture of plant embryos and factors controlling their growth. Bot. Review **20**, 201 (1954). — Schropp, W.: Der Vegetationsversuch. I. Die Methodik der Wasserkultur höherer Pflanzen. Radebeul 1951. — Söding, H.: Die Wuchsstofflehre. Stuttgart 1952. — Street, H., u. P. Moira: Observations on the „staling" of Whites medium by excised tomato roots. Physiol. Plantarum (Copenh.) **4**, 592 (1951). — Thiman, K. V., and W. D. Bonner: The action of 2,3,5-triiodobenzoic acid on growth. Plant Physiol. **23**, 158 (1948). — White, R. P.: A Handbook of Plant Tissue Culture. New York 1943.

Privatdozent Dr. Otto Kandler,
Botanisches Institut der Universität, München 38, Menzinger Straße 67.

Aufnahmebedingungen.

Die Arbeit muß dem Gebiet der Zeitschrift angehören und wissenschaftlich Neues bringen. Arbeiten, die ausschließlich praktischen Zwecken dienen, scheiden aus.

Bei Arbeiten aus Instituten, Kliniken usw. ist eine Erklärung des Direktors oder eines Abteilungsleiters beizufügen, daß er mit der Publikation der Arbeit aus dem Institut bzw. der Abteilung einverstanden ist und den Verfasser auf die Aufnahmebedingungen aufmerksam gemacht hat.

Das Manuskript muß leicht leserlich geschrieben und völlig druckfertig sein; andernfalls sind Verzögerungen im Erscheinen unvermeidlich. Korrekturen im Satz müssen auf das sachlich Notwendige beschränkt werden.

Die Darstellung soll möglichst kurz sein. Ergebnisse dürfen nicht gleichzeitig in Tabellen- und Kurvenform dargestellt werden.

Die Abbildungen sind auf das Notwendigste zu beschränken, insbesondere die Reproduktion von Photos.

Bei einleitenden Literaturbesprechungen soll möglichst auf zusammenfassende Darstellungen verwiesen und nur das zum unmittelbaren Verständnis Notwendige gebracht werden.

Der Arbeit ist eine Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse im Umfang von im allgemeinen höchstens 1 Seite anzufügen.

Soeben erschien:

Hormone und ihre Wirkungsweise

5. Colloquium der Gesellschaft für Physiologische Chemie am 30. April/1. Mai 1954 in Mosbach/Baden. Mit 52 Textabbildungen. VI, 238 Seiten 8°. 1955.

Steif geheftet DM 25.80

Inhaltsübersicht: **Vergleichende Physiologie der Hormonwirkungen.** Von G. Koller, Saarbrücken. — **Die Physiologie der Hypophysenvorderlappenhormone** (mit Anschluß des adrenocorticotropen Hormons). Von E. Voss, Mannheim-Waldhof. — **Propriétés physiologiques et mécanisme de régulation de la sécrétion corticotrope (ACTH).** Par H. Tuchmann-Duplessis, Paris. — **Le mode d'action de l'insuline.** Par Ch. de Duve, Louvain. — **Die Wirkungsweise des Schilddrüsenhormones.** Von C. Martius, Würzburg. — **Über die Wirkungsweise der Steroidhormone.** Von W. Dirscherl, Bonn. — **Biosynthese der Steroidhormone.** Von Hj. Staudinger, Mannheim. — **Der Stoffwechsel von Nebennierenrinden-Hormonen und verwandten Steroiden.** Von H. J. Hübener, Frankfurt a. M.

Das jährliche, unter diesem Namen bereits weitbekannte „Mosbacher Colloquium" betraf 1954 die Hormone und deren Wirkungsmechanismus, ein Thema also, das nach wie vor eine zentrale Stellung nicht nur in der Biochemie und Physiologie, sondern auch in der Klinik einnimmt, und das in den letzten Jahren, u. a. auf Grund fortschreitender Erkenntnisse z. B. über die Proteohormone, ganz neue Aspekte gewonnen hat. Die vorliegenden acht Vorträge vermitteln zusammen mit den eingehenden Diskussionen eine lebendige Vorstellung von dem augenblicklichen Stand und den neuen Entwicklungen, die sich in der Forschung anbahnen.

SPRINGER-VERLAG / BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG

Handbuch der allgemeinen Pathologie

Herausgegeben von Professor Dr. **F. Büchner**, Freiburg i. Br., Professor Dr. **E. Letterer**, Tübingen, und Professor Dr. **F. Roulet**, Basel.

Soeben erschien:

Sechster Band:

Entwicklung, Wachstum, Geschwülste

In 3 Teilen

1. Teil: **Entwicklung, Wachstum I.**

Mit 233 Abbildungen. X, 542 Seiten Gr.-8°. 1955. Ganzleinen DM 122.50

Bei Verpflichtung zur Abnahme des gesamten Handbuches Subskriptionspreis Ganzleinen DM 98.—

Inhaltsübersicht: **Die embryonale Entwicklung. Entwicklungsphysiologie und experimentelle Teratologie.** Von Professor Dr. F. E. Lehmann-Bern. — **Allgemeine Teratologie mit besonderer Berücksichtigung der Verhältnisse beim Menschen.** Von Professor Dr. A. Werthemann-Basel. — **Biologie des Wachstums.** Von Professor Dr. J. W. Harms-Marburg a. d. Lahn. — **Quantitative Biologie und Morphologie des Wachstums einschließlich Hypertrophie und Riesenzellen.** Von Professor Dr. A. J. Linzbach-Berlin (jetzt Marburg a. d. Lahn). — **Biochemie des Wachstums und der Differenzierung.** Von Professor Dr. F. Duspiva-Heidelberg. — **Regenerationen bei Pflanzen.** Von Professor Dr. E. Bünning-Tübingen. — **Die Regeneration in der Zoologie.** Von Professor Dr. M. Lüscher-Bern. — **Die physiologische Regeneration.** Von Professor Dr. W. Masshoff-Tübingen. — **Namen- und Sachverzeichnis.** — Jeder Beitrag enthält ein Literaturverzeichnis.

Während die verschiedenen Gebiete der speziellen pathologischen Anatomie und Histologie in dem großen, von Lubarsch und Henke herausgegebenen, von Rössle fortgeführten Handbuch eine umfassende Darstellung erfahren haben, fehlt seit dem Handbuch von Krehl-Marchand in Deutschland eine solche Zusammenfassung für das Gebiet der allgemeinen Pathologie.

Herausgeber und Verlag haben es daher unternommen, ein Handbuch zu schaffen, in dem die Probleme der allgemeinen Pathologie in modernem Sinne — als allgemeine Pathobiologie sowie als morphologisch orientierte pathologische Physiologie — im Rahmen einer umfassenden Disposition zusammenhängend dargestellt werden sollen.

Der Stoff ist auf zwölf thematisch in sich abgeschlossene Bände aufgeteilt, die erforderlicherweise in zwei bis drei Teilbände gegliedert werden.

SPRINGER-VERLAG / BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG

Diesem Heft liegen zwei Prospekte des Springer-Verlages, Berlin · Göttingen · Heidelberg, und ein Prospekt des Springer-Verlages, Wien, bei.

Springer-Verlag, Berlin · Göttingen · Heidelberg. — Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz AG., Würzburg.
Printed in Germany.